

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**LAS COMUNIDADES DE COLEÓPTEROS
ESCARABEIDOS COPRÓFAGOS (“COLEOPTA,
SCARABAEOIDEA”) DEL MEDIO ATLAS
(MARRUECOS): INFLUENCIA DEL TIPO DE HÁBITAT,
ALTITUD Y ESTACIONALIDAD: ANÁLISIS
COMPARADO DE SU ESTRUCTURA**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Jesús Romero Samper

Bajo la dirección del doctor
Jorge Miguel Lobo

Madrid, 2009

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

**LAS COMUNIDADES DE COLEÓPTEROS ESCARABEIDOS
COPRÓFAGOS (*COLEOPTERA*, *SCARABAEOIDEA*) DEL MEDIO
ATLAS (MARRUECOS): INFLUENCIA DEL TIPO DE HÁBITAT,
ALTITUD Y ESTACIONALIDAD. ANÁLISIS COMPARADO
DE SU ESTRUCTURA**



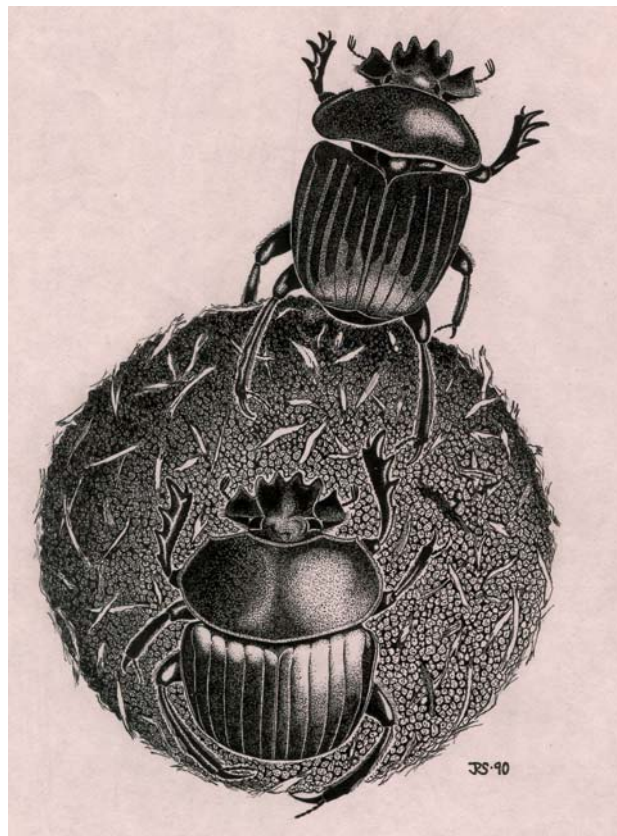
TESIS DOCTORAL
por
JESÚS ROMERO SAMPER

MADRID, 2008

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

**LAS COMUNIDADES DE COLEÓPTEROS ESCARABEIDOS
COPRÓFAGOS (*COLEOPTERA*, *SCARABAEOIDEA*) DEL MEDIO
ATLAS (MARRUECOS): INFLUENCIA DEL TIPO DE HÁBITAT,
ALTITUD Y ESTACIONALIDAD. ANÁLISIS COMPARADO
DE SU ESTRUCTURA**



TESIS DOCTORAL
por
JESÚS ROMERO SAMPER

MADRID, 2008

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

**LAS COMUNIDADES DE COLEÓPTEROS ESCARABEIDOS
COPRÓFAGOS (*COLEOPTERA*, *SCARABAEOIDEA*) DEL MEDIO
ATLAS (MARRUECOS): INFLUENCIA DEL TIPO DE HÁBITAT,
ALTITUD Y ESTACIONALIDAD. ANÁLISIS COMPARADO
DE SU ESTRUCTURA**

MEMORIA que para optar
al grado de Doctor en
Ciencias Biológicas
presenta:

VºBº

El Director de la Tesis

Jesús Romero Samper

Madrid, Abril de 2008

Dr. Jorge Miguel Lobo



MADRID, 2008

Agradecimientos

Al Dr. Jorge Miguel Lobo, director de esta Tesis, por sus ánimos y ayuda desde aquella mañana del 9 de julio de 2004. Sin sus acertadas orientaciones, correcta dirección ni práctico bagaje, este estudio no hubiera resultado posible. Jorge me ofertó dos áreas muy distintas para la investigación, la otra me era mucho más conocida por motivos familiares¹. Concluido el trabajo, debo agradecerle el haberme dado la ocasión de elegir, libremente, el Medio Atlas. Sinceramente, creo que, a la postre, resulta más gratificante aquello más difícil

Quisiera, en póstumo homenaje, reconocer al Dr. Fermín Martín-Piera † (7 de julio de 1954-19 de julio de 2001)² sus directrices y ayudas durante aquellos inolvidables años en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (López-Colón, 2002). Este trabajo es deudor de la obra de Fermín, uno de los emprendedores en el análisis biogeográfico de las comunidades coprófagas.

Al Dr. Miguel Ángel Pelacho Aja, Jefe de la Oficina Meteorológica de Defensa de la Base Aérea de Talavera la Real (Badajoz). Compañero en la labor docente universitaria e inestimable amigo. Gran parte de la resolución en los problemas estadísticos, imágenes satélites y datos climatológicos hubiera resultado más laboriosa sin la ayuda de Miguel.

En la interpretación estadística también nos auxilió, “significativamente”, otro compañero docente en la Facultad de Psicología de la Universidad CEU San Pablo: Dr. Joaquín de Paúl Ochotorena. Mi máxima gratitud por su confianza y asesoramiento. Mucho le debo para tan parco agradecimiento.

Inestimable también la ayuda del Dr. Raúl Pérez López (Universidad CEU San Pablo: Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales), en lo referido a interpretaciones cronoestratigráficas y sistemas de información geográfica.

¹ La Montaña., en la Vieja Castilla (Ridruejo, 1980).

² López-Colón, J.I., 2002. Fermín Martín-Piera (Madrid, 7 juillet 1954-Madrid, 19 juillet 2001). *L'Entomologiste*, 58 (5-6): 217-228.

El Dr. Carlos Manuel Veiga Relea nos facilitó la consulta de su espléndida Tesis Doctoral sobre los *Aphodiinae* ibéricos. Un trabajo excelente e inédito que nos ayudó enormemente en la elaboración del presente estudio. A los mismos y prácticos efectos, quisiéramos agradecer la inestimable colaboración del Dr. Raimundo Outerelo Domínguez.

A los doctores Joaquín Hortal, Alberto Jiménez-Valverde y Francisco Cabrero-Sañudo, por su entusiasmo e infatigable ayuda en la realización del trabajo de campo. Sin su colaboración, desde luego, no habría sido posible este trabajo. Debo agradecerles, asimismo, lo mucho aprendido en nuestras conversaciones.

José Luís Ruiz ha sido, desde luego, un astil en su animada cooperación. Su ayuda ha resultado ser un aliento inapreciable. Comunes proyectos en curso resultarán, sin duda, relevantes en aportaciones al conocimiento de la fauna escarabaeido-coprófaga del Magreb.

José Ignacio López-Colón, reputado entomólogo e inmejorable amigo. Con su habitual diligencia, atendió puntualmente cuantas consultas y dudas le fui planteando. Agradecerle su franca generosidad desde mis comienzos en la Entomología. Quisiera, si quiera por el esfuerzo que le ha supuesto colaborar en momentos tan difíciles como los que ha pasado, ofrecerle especialmente este trabajo. A Amelia también, cómo no.

Al Dr. Pablo Bahillo de la Puebla, con quien nos une una ya solera amistad, por su constante atención y apoyo en éste como en tantos trabajos y proyectos. Sus aportes bibliográficos y sugerencias han resultado imprescindibles para la conclusión del presente. También, por supuesto, a Yolanda.

A Tomás Yélamos, quien, desde un comienzo, ofreció toda su honesta prestación de datos y desinteresada colaboración. En nuestra franca amistad es debido un sincero agradecimiento. Gracias, por ende, a Pepita y a Oriol.

Es grato recordar, con el paso del tiempo, la ayuda que tantos amigos y compañeros nos han prestado. Quisiera recordar, con especial gratitud a los siguientes amigos, sin referenciar académicas distinciones, que nos han alentado en la conclusión

de este estudio: Antonio Sánchez Ruiz, M^a Milagros Coca Abia, Manuel Sánchez Ruiz, Miguel Ángel Alonso Zarazaga, Auguste Francotte, Liselotte Jünger, José Luís Tellería Jorge, José Luís Orella-Martínez, M^a Ángeles Ramos Sánchez, César González, M^a Carmen Escribano Ródenas, Antonio Verdugo, José Miguel Ávila Sánchez-Jofré, Carmen Fernández de la Cigoña Cantero, Ana e Isabel Ramírez de Haro Alós, Gema López Álvarez, Nicolás Jouve de la Barreda, Antonio Melic Blas, M^a Saavedra Inaraja, Pablo Bercedo Páramo, Lucía Arnáiz Ruiz, M^a Ángeles Soblechero, Amador Viñolas, Manuel Baena, Rafael y Javier Borrego Gutiérrez, Margarita Bule Pérez, Francesc Bajet, Rocío y Belén Navajas Josa, Jorge Luís Agoiz Bustamante y Manuel Marina Zufía.

No por último en lugar, resulta menor el agradecimiento a aquellas familias marroquíes que tan acogedoramente nos recibieron y atendieron durante los muestreos.

Dedicatoria

A mis padres. A Andrés † (24 de mayo de 1934 - 24 de febrero de 1999) le debo, entre lo mucho, el amor por la naturaleza y el aprendizaje en una metodología científica de estudio³. Siempre me alentó a emprender este proyecto. Y a Mary, hoy sobre todo a ella, por sus constantes ánimos y paciente apoyo, sin ella no hubiera sido posible.



Con mi padre en La Montaña (1974).

A mis hermanos. Milagrosa y Andrés. A toda mi familia. Y muy especialmente a mi madrina, M^a del Patrocinio Samper Rodríguez † (21 de marzo de 2008).

Hay un pasado (Carlos y Patrocinio, Andrés y Vitoria), y un futuro (Álvar y Sigfried⁴).

“Inquirir la verdad” (Miguel de Unamuno),
“encontrarla” (José Ortega y Gasset) y
“proclamarla” (José Bergamín)⁵.

³ Punto 28 del testamento espiritual de Andrés Romero Rubio (1986) [inédito], redactado el primero de marzo de 1986: *“Que vuestra cultura no sea sólo nacida de la experiencia personal, ni la adquirida a través de los medios de comunicación, sino fruto de vuestro trabajo, estudio y libertad responsable.”*

⁴ En alemán: “Paz victoriosa”.

⁵ Sugiere Sánchez Dragó (2008) tan acertado y sucinto “código de conducta”.

ÍNDICE

1.- INTRODUCCIÓN	1
1.1.- Telecóprios	2
1.2.- Paracóprios	5
1.3.- Endocóprios	7
1.4.- Trógidos	10
1.5.- Importancia agronómica de los Escarabeidos coprófagos	13
2.- ANTECEDENTES HISTÓRICOS	16
3.- OBJETIVOS DEL TRABAJO	20
4.- METODOLOGÍA	23
4.1.- Área estudiada	23
4.2.- Material y métodos	25
4.3.- Índices estudiados y análisis estadísticos	28
5.- RESULTADOS	30
5.1.- Material colectado y fiabilidad de los inventarios	30
5.2.- Escarabeidos telecóprios	34
5.2.1.- Introducción	34
5.2.2.- Preferencias ambientales, estacionales y altitudinales	36
5.2.2.1.- <i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i> Linnaeus, 1767	36
5.2.2.2.- <i>Scarabaeus (Scarabaeus) sacer</i> Linnaeus, 1758	40
5.2.2.3.- <i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)	44
5.2.2.4.- <i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787)	48
5.2.2.5.- <i>Gymnopleurus sturmi</i> MacLeay, 1821	51
5.2.3.- Análisis por zonas	54
5.2.3.1.- Aguelmane-Azigza (pastizal): 1.560 metros	54
5.2.3.2.- Tizi-n-tretten (pastizal): 1.680 metros	55
5.2.3.3.- Ain-Leuh (pastizal): 1.777 metros	55
5.2.3.4.- Tagounit (bosque): 1.780 metros	55
5.2.3.5.- Tizi-n-tretten (bosque): 1.805 metros	56
5.2.3.6.- Ain-Kahla (pastizal): 1.895 metros	57
5.2.3.7.- Mischliffen (pastizal): 1.926 metros	57
5.2.3.8.- Jbel Hebri (pastizal): 1.930 metros	58

5.2.3.9.- Ain-Kahla (bosque): 2.043 metros	58
5.2.3.10.- Ain-Kahla (pastizal): 2.050 metros	58
5.2.4.- Análisis biogeográfico	59
5.2.5.- Importancia de los Escarabeidos telecópridos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas	61
5.3.- Escarabeidos paracópridos	62
5.3.1.- Introducción	62
5.3.2.- Preferencias ambientales, estacionales y altitudinales	67
5.3.2.1.- <i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	67
5.3.2.2.- <i>Onitis belial</i> Fabricius, 1798	70
5.3.2.3.- <i>Onitis ion</i> (Olivier, 1789)	72
5.3.2.4.- <i>Onitis numida</i> Castelnau, 1840	75
5.3.2.5.- <i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)	77
5.3.2.6.- <i>Cheironitis hungaricus</i> ssp. <i>irroratus</i> (Rossi, 1790) ...	80
5.3.2.7.- <i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	83
5.3.2.8.- <i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	86
5.3.2.9.- <i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1758)	89
5.3.2.10.- <i>Euonthophagus crocatus</i> (Mulsant & Godart, 1870)..	92
5.3.2.11.- <i>Onthophagus</i> (<i>Parentius</i>) <i>atricapillus</i> d'Orbigny	95
5.3.2.12.- <i>Onthophagus</i> (<i>Parentius</i>) <i>punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i> Baraud, 1963	97
5.3.2.13.- <i>Onthophagus</i> (<i>Trichonthophagus</i>) <i>hirtus</i> (Illiger, 1803)	99
5.3.2.14.- <i>Onthophagus</i> (<i>Palaeonthophagus</i>) <i>latigena</i> d'Orbigny, 1897.....	101
5.3.2.15.- <i>Onthophagus</i> (<i>Trichonthophagus</i>) <i>maki</i> (Illiger, 1803)	103
5.3.2.16.- <i>Onthophagus</i> (<i>Palaeonthophagus</i>) <i>marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> Walth, 1835	106
5.3.2.17.- <i>Onthophagus</i> (<i>Palaeonthophagus</i>) <i>nebulosus</i> Reiche, 1864	109
5.3.2.18.- <i>Onthophagus</i> (<i>Palaeonthophagus</i>) <i>nigellus</i> (Illiger, 1803)	111

5.3.2.19.- <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i> Reitter, 1893	113
5.3.2.20.- <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) similis</i> (Scriba, 1790)	116
5.3.2.21.- <i>Onthophagus (Onthophagus) taurus</i> (Schreber, 1759)	119
5.3.2.22.- <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) vacca</i> (Linnaeus, 1767).....	122
5.3.2.23.- <i>Sericotrupes niger</i> (Marsham, 1802)	125
5.3.2.24.- <i>Stereopyge douei</i> (Gory, 1841)	128
5.3.2.25.- <i>Thorectes armifrons</i> Reitter, 1893	130
5.3.3.- Análisis por zonas	133
5.3.3.1.-Aguelmane-Azigza (pastizal): 1.560 metros	133
5.3.3.2.- Tizi-n-tretten (pastizal): 1.680 metros	134
5.3.3.3.- Ain-Leuh (pastizal): 1.777 metros	135
5.3.3.4.- Tagounit (bosque): 1.780 metros	135
5.3.3.5.- Tizi-n-tretten (bosque): 1.805 metros	136
5.3.3.6.- Ain-Kahla (pastizal): 1.895 metros	137
5.3.3.7.- Mischliffen (pastizal): 1.926 metros	137
5.3.3.8.- Jbel Hebri (pastizal): 1.930 metros	138
5.3.3.9.- Ain-Kahla (bosque): 2.043 metros	139
5.3.3.10.- Ain-Kahla (pastizal): 2.050 metros	139
5.3.4.- Análisis biogeográfico	141
5.3.5.- Importancia de los Escarabeidos paracópridos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas	145
5.4.- Escarabeidos endocópridos	147
5.4.1.- Introducción	147
5.4.2.- Preferencias ambientales, estacionales y altitudinales	150
5.4.2.1.- <i>Aphodius (Nimbus) affinis</i> ssp. <i>dorbingyi</i> Clouet, 1896	150
5.4.2.2.- <i>Aphodius (Calamosternus) barbarus</i> Fairmaire, 1860	153
5.4.2.3.- <i>Aphodius (Anomius) castaneus</i> Illiger, 1803	156
5.4.2.4.- <i>Aphodius (Melinopterus) consputus</i> Creutzer, 1799 ..	158

5.4.2.5.- <i>Aphodius (Ammonoecius) elevatus</i> (Olivier, 1789)	161
5.4.2.6.- <i>Aphodius (Colobopterus) erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	163
5.4.2.7.- <i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i> (Linnaeus, 1758) ...	167
5.4.2.8.- <i>Aphodius (Bodilus) ghardimaouensis</i> Balthasar, 1929	170
5.4.2.9.- <i>Aphodius (Calamosternus) granarius</i> (Linnaeus, 1767) ...	172
5.4.2.10.- <i>Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	175
5.4.2.11.- <i>Aphodius (Mecynodes) leucopterus</i> Klug, 1845	179
5.4.2.12.- <i>Aphodius (Labarrus) lividus</i> (Olivier, 1789)	180
5.4.2.13.- <i>Aphodius (Bodilus) longispina</i> Küster, 1854	183
5.4.2.14.- <i>Aphodius (Bodilus) lugens</i> Creutzer, 1799	186
5.4.2.15.- <i>Aphodius (Chilothorax) melanostictus</i> W. Schmidt, 1840.....	188
5.4.2.16.- <i>Aphodius (Amidorus) moraguesi</i> Baraud, 1978	191
5.4.2.17.- <i>Aphodius (Anomius) peyerimhoffi</i> Théry, 1925	193
5.4.2.18.- <i>Aphodius (Eudolus) quadriguttatus</i> (Herbst, 1783) ..	195
5.4.2.19.- <i>Aphodius (Biralus) satellitius</i> (Herbst, 1789)	198
5.4.2.20.- <i>Aphodius (Eupleurus) subterraneus</i> (Linnaeus, 1758) ...	201
5.4.3.- Análisis por zonas	204
5.4.3.1.- Aguelmane-Azigza (pastizal): 1.560 metros	204
5.4.3.2.- Tizi-n-tretten (pastizal): 1.680 metros	205
5.4.3.3.- Ain-Leuh (pastizal): 1.777 metros	205
5.4.3.4.- Tagounit (bosque): 1.780 metros	206
5.4.3.5.- Tizi-n-tretten (bosque): 1.805 metros	207
5.4.3.6.- Ain-Kahla (pastizal): 1.895 metros	208
5.4.3.7.- Mischliffen (pastizal): 1.926 metros	209
5.4.3.8.- Jbel Hebri (pastizal): 1.930 metros	209
5.4.3.9.- Ain-Kahla (bosque): 2.043 metros	210
5.4.3.10.- Ain-Kahla (pastizal): 2.050 metros	211
5.4.4.- Análisis biogeográfico	213

5.4.5.- Importancia de los Escarabeidos endocópridos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas	219
5.5.- Escarabeidos trógidos	221
5.5.1.- Introducción	221
5.5.2.- Preferencias ambientales, estacionales y altitudinales	222
5.5.2.1.- <i>Trox (Trox) fabricii</i> Reiche, 1853	222
5.5.3.- Análisis biogeográfico	224
5.5.4.- Importancia de los Escarabeidos trógidos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas	225
5.6.- Preferencias generales de las especies	226
5.6.1.- Escarabeidos telecópridos	226
5.6.2.- Escarabeidos paracópridos	228
5.6.3.- Escarabeidos endocópridos	234
5.7.- Variación altitudinal general	240
5.7.1.- Riqueza de especies, abundancia y altitud	240
5.7.2.- Composición y relevo altitudinal	243
5.7.3.- Comparación con otras localidades	245
6.- CONCLUSIONES	255
6.1.- Escarabeidos telecópridos	255
6.2.- Escarabeidos paracópridos	257
6.3.- Escarabeidos endocópridos	260
6.4.- Escarabeidos trógidos	263
6.5.- Conclusiones generales	265
7.- DISCUSIÓN	272
8.- BIBLIOGRAFÍA	281

ANEXO I: Relación pormenorizada de los registros efectuados durante el muestreo de octubre de 2003, en lo que se refiere a la abundancia

ANEXO II: Relación pormenorizada de los registros efectuados durante el muestreo de mayo de 2005, en lo que se refiere a la abundancia

ANEXO III: Comparativa de riquezas genéricas y específicas según el período de colecta

ANEXO IV: Comparativa de riqueza específica y abundancia entre los cuatro grupos de Escarabeidos según el período de colecta

ANEXO V: Comparativa de riqueza específica y abundancia entre los cuatro grupos de Escarabeidos, según estacionalidad y hábitat

ANEXO VI: Comparativa de riqueza específica y abundancia entre los cuatro grupos de Escarabeidos, según localidades de muestreo

ANEXO VII: Comparativa de riqueza específica entre las tres principales familias de Escarabeidos coprófagos: Sistema Central Ibérico, Montes Rhodopes (Bulgaria) y Medio Atlas

1.- INTRODUCCIÓN

Se acepta, ampliamente, que el origen de los Escarabeidos (*Coleoptera Scarabaeoidea*) se produjo durante el Mesozoico (hace 225-65 eones¹), en el por entonces continente primigenio de Gondwana (Davis *et al.* 2002), probablemente consumiendo heces de los grandes dinosaurios (Chin & Gill, 1996) en plena radiación (Jeannel, 1942; Halffter & Matthews, 1966). El primer registro fósil de *Scarabaeoidea* corresponde a *Aphodiites protogaeus*, un glarésido del Liásico (180×10^6 años) suizo en Aargau (Heer, 1838-1842; Dellacasa, 1983; Scholtz & Chown, 1995): la familia *Glaresidae* es el linaje más antiguo de los *Scarabaeoidea* (Scholtz *et al.*, 1994). La actual fauna existente en la región Paleártica sería el resultado de las recientes colonizaciones (Plio-Pleistocénicas: hace 5,2–0,5 eones) de algunos linajes pertenecientes a líneas Afrotropicales y, posiblemente, también de la diversificación ocurrida durante el Cenozoico² (65×10^6 años–actualidad) de algunos taxa de origen Afrotropical, en respuesta a la radiación de los mamíferos placentarios y a la expansión de los biomas herbáceos. Una primera colonización y radiación en el Paleártico, probablemente ocurrió durante el Mioceno (hace $23,3\text{--}5,2 \times 10^6$ años) y significó la generación de algunos endemismos a nivel genérico y específico (Davis & Scholtz, 2001; Davis *et al.*, 2002; ver también: Zunino, 1984a; Cambefort, 1991a; Martín-Piera, 2000). De este modo, la actual fauna Paleártica sería principalmente el resultado de la diversificación en regiones asiáticas de antiguas líneas africanas, posteriormente diezmadas como consecuencia de los cambios climáticos Cuaternarios³ ($1,64 \times 10^6$ años–actualidad). Por este motivo, la riqueza de géneros y especies de Escarabeidos en el Paleártico (17 y 335) es significativamente menor que la existente en la región Afrotropical (122 y 2.214, respectivamente) y su composición comprende tanto tribus eminentemente africanas (*Gymnopleurini*, *Scarabeini* y *Onitini*) como tribus más modernas con mayor (*Coprini*, *Oniticellini* y *Onthophagini*) o menor (*Sisyphini*) representación en las regiones Paleártica y Oriental. En todo caso, no hay representación en la región Paleártica de las tribus Gondwanicas más antiguas.

¹ Millones de años.

² Era Terciaria (o Cenozoica), corresponde a la de los “animales nuevos” o de “los mamíferos”. Del griego: *kainos* (reciente) y *zoon* (animal).

³ Cuaternario o Neozoico.

Con casi 300 géneros y más de 8.500 especies repartidas por todas las regiones biogeográficas (Lobo, 1992a), los Escarabeidos coprófagos constituyen uno de los grupos de insectos más estudiados, cuya taxonomía y catálogo ibérico pueden considerarse bien establecidos (ver Martín-Piera, 2000).

1.1.- Telecópridos

Los *Scarabaeidae* constituyen una familia de coleópteros que agrupa a las especies con adaptaciones más especializadas hacia el consumo de las heces de herbívoros. La mayoría de ellas manifiestan cuidados parentales de los adultos hacia las larvas, complejos sistemas de nidificación y recolocación de las heces, oviposición de un número reducido de huevos e incluso reabsorción ovárica (Halffter & Edmonds, 1982). Aunque no existe una propuesta consensuada sobre las relaciones filogenéticas de las categorías taxonómicas en las que se subdividen los Escarabeidos (subfamilias, tribus o subtribus; ver: Halffter & Edmonds, 1982; Zunino, 1984a y 1985a; Cambefort, 1991a; Montreuil, 1998, Browne & Scholtz, 1998), esta familia se ha subdividido clásicamente en dos subfamilias, *Scarabaeinae* y *Coprinae*, basándose para ello en el tipo nidificación, el manejo del excremento y las características morfológicas asociadas a estas diferencias comportamentales. Mientras que los *Coprinae* entierran porciones de excremento en galerías bajo el propio estiércol (paracópridos), los *Scarabaeinae* son “rodadores”, término que hace referencia al patrón nidificador telecóprido (Halffter & Matthews, 1966; Bornemissza, 1976), mediante el cual estos coleópteros moldean una porción esferoide de estiércol que ruedan a mayor o menor distancia de la fuente del recurso, procediendo entonces a su enterramiento (Fig.1)⁴. Existen tres géneros que agrupan la mayoría de las especies de Escarabeidos telecópridos del Paleártico occidental: *Gymnopleurus*, *Sisyphus* y *Scarabaeus*. Los dos primeros únicamente ruedan bolas de estiércol para nidificar (conocidas como “bolas-nido”), alimentándose los imagos sobre la fuente de *pabulum*⁵. Los *Scarabaeus*, por el contrario, ruedan⁶ y

⁴ El comportamiento telecóprido es conocido de antiguo. Cayo Plinio Segundo (23-79 d.C.) lo describe con cierto detalle en su “Historia Natural” (libro XI, capítulo XXVIII). En la traducción de 1.629, realizada por Gerónimo de Huerta, podemos leer: “Ay otra especie de escarabajos que bueltos hãzia atrás lleuan con los pies vnâs pelotas de estiercol, y anidan en ellas contra el rigor del frio, los pequeños guffanillos, que fon fu cria... Ay deftos muchos diferentes generos, los mas comunes fon negros: los quales formando pelotas de estiercol en que ponen fu fimiente, las lleuã rodando con los poftreiros pies a lugar feguro, de donde en ventiocho dias fe forma fu generacion, firviendo de hébras (porque todos los escarauajos fon machos) aquellas pelotas inmundas”. Plinio el Viejo recogía el conocimiento de los antiguos egipcios sobre el ciclo y comportamiento del “escarabajo sagrado” (véase Cambefort, 1987).

⁵ Pábulo, del latín *pabulum*: pasto, comida, alimento para la subsistencia o conservación.

entierran bolas de estiércol tanto para nidificar como para alimentarse (Heymons & Lengerken, 1929; Burmeister, 1936; Halfpter & Matthews, 1966; Heinrich & Bartholomew, 1979). Algunas especies de *Kepher*, género muy próximo a *Scarabaeus*, son capaces, incluso, de dividir la bola rodada en dos bolas de cría (Sato & Imamori, 1986a y b, 1987; Sato, 1988; Sato & Hiramatsu, 1993); comportamiento que podría interpretarse como una transición hacia el paracóprido. Hoy sabemos, sin embargo, que a pesar del probable origen común de todos los *Scarabaeidae* (Scholtz y Chown, 1995; Browne & Scholtz, 1998), tanto los datos morfológicos (Philips *et al.*, 2004a y 2004b; Forgie *et al.*, 2005) como los moleculares (Villalba *et al.*, 2002), nos confirman que la división clásica en estas dos subfamilias carece de sentido filogenético: las adaptaciones hacia la telefagia se habrían originado, independientemente, varias veces a lo largo de la historia evolutiva de estas especies. Incluso entre las especies de una familia de los *Scarabaeoidea* (los *Geotrupidae*) se da ocasionalmente el comportamiento telefágico; existiendo especies que acarrear porciones de excremento no elaboradas (de conejo, así como de ganado ovino, bovino o caprino) hasta el nido (Crovetti *et al.*, 1984; López-Colón, 1985; Ruiz, 1995), aunque nunca se produzca un moldeado de la bola de estiércol tan elaborado como entre los telecópridos. Es el caso de *Jekelius intermedius* (Crovetti *et al.*, 1984), *J. castillanus*, *J. nitidus* y *J. albarracinus* (López-Colón, 1985; Romero-Samper, observaciones personales: 18/07/1988), *Trypocoprís pyrenaicus* (Zunino y Palestini, 1986; Romero-Samper, 1993 y 1996) o *Thorectes lusitanicus* (Ruiz, 1995; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En la Península Ibérica habitan 55 de las 335 especies presentes en el Paleártico y 11 de los 17 géneros que pueden encontrarse en esta región (Martín-Piera, 2000). Respecto a los *Scarabaeinae* o rodadores, de acuerdo con Hanski & Cambefort (1991a) existirían en el mundo alrededor de 115 géneros y más de 1.100 especies distribuidas principalmente por las regiones tropicales y subtropicales. Sólo tres géneros (*Sisyphus*, *Gymnopleurus* y *Scarabaeus*) están presentes en Europa y el norte de África con 13 y 20 especies, respectivamente, en cada una de estas dos regiones. El 25% de las 182 especies descritas pertenecientes a estos géneros se encuentran distribuidas por la región Paleártica, el 64% en la Afrotropical y sólo el 10% en la región Oriental (datos tomados de Schoolmeesters, 2005), poseyendo generalmente las especies europeas una distribución casi exclusivamente circunscrita a la cuenca mediterránea (Baraud, 1992).

⁶ Se ha demostrado que algunos *Scarabaeus* se guían por la luz polarizada de la luna en el rodaje (nocturno) de sus bolas de estiércol (Dacke *et al.*, 2003 y 2004).

De este modo, la fauna europea de escarabajos rodadores se caracteriza por la amplia distribución de las especies que la componen. La ausencia de endemismos europeos y la localización de las áreas de máxima diversidad en la región Afrotropical y, en menor medida, en el centro de Asia sugieren que estas especies serían emisarios de líneas que encuentran en Europa su límite septentrional y/o occidental de distribución. En la Península Ibérica viven once especies de tamaño corporal relativamente grande (entre los 10 y los 40 mm. de longitud, 29-650 mg. de peso seco), mientras que en Marruecos podrían existir 12 especies (ver Tabla V).

Los Escarabeidos rodadores constituyen un conjunto de especies altamente vistosas, con capacidad para ser utilizadas como indicadoras de determinadas condiciones ambientales naturales (Spector & Forsyth, 1998; Davis *et al.*, 2001; Goldstein & Simmons, 2002; Mc Geoch *et al.*, 2002; Zamora-Pastor, 2005) y, probablemente, también del grado de alteración antrópica⁷. Frecuentes en un pasado reciente (Goggio, 1926; Lengerken, 1929; Zulueta, 1940; Báguena, 1967)⁸, parecen haber sufrido un declive inusitado en el vigor de sus poblaciones, así como una disminución ostensible en el tamaño de sus áreas de distribución en Europa (Lobo, 2001; ver también Leclerc *et al.*, 1980, Lumaret, 1990; Lumaret & Kirk, 1991; Lobo *et al.*, 2001; Carpaneto *et al.*, 2007). Durante la segunda mitad del siglo XX el número de estas especies, el tamaño de sus poblaciones y su distribución podrían haberse visto afectadas por diversos factores antrópicos, como el abandono de los pastizales y de la ganadería extensiva (Fillat y Montserrat, 1981; Montoya-Oliver, 1983; Barbero *et al.*, 1999; Agoiz-Bustamante, 2003; Hutton & Giller, 2003; Botes *et al.*, 2006), la intensificación de la agricultura (Martínez *et al.*, 2000; Halfiter & Arellano, 2002; Hutton & Giller, 2003; Martínez y Lumaret, 2006), el desarrollo urbano en las zonas costeras (a las que están asociadas en ocasiones; ver Lobo, 2001; Lobo *et al.*, 1997 y 2001) o no (Carpaneto *et al.*, 2005), o la contaminación química (Hole *et al.*, 2005) debida, fundamentalmente, a los fármacos antiparasitarios (helminticidas) que pasan a las heces del ganado y tienen una alta toxicidad para los coleópteros y dípteros

⁷ La influencia de los procesos históricos en la diversidad y abundancia de diversos grupos animales y vegetales, ha sido bien estudiada a partir de la década de 1980. Véase, por ejemplo: Birks (1986); Herrera (1992), Pearson & Juliano (1993), Ricklefs & Schluter (1993a y b), Lobo (1997).

⁸ En algunas zonas aún resultan relativamente frecuentes, como señala Agoiz-Bustamante (2001) para *Scarabaeus laticollis* en Jaén y Ciudad Real.

coprófagos⁹. Otro factor aducido para explicar el declive de estas especies es el crecimiento de las poblaciones de la corneja (*Corvus corone*) en las últimas décadas, debido a su capacidad depredadora sobre estos insectos (Gittings *et al.*, 1994; Gittings & Giller, 1999; Horgan & Berrow, 2004).

1.2.- Paracópridos

El comportamiento paracóprido (Fig.1) se da en todas aquellas especies que nidifican en el suelo subyacente al recurso trófico (Howden, 1955a; Halfpter & Matthews, 1966; Bornemissza, 1969 y 1976; Crovetti, 1971; Brussaard, 1983; Cambefort & Lumaret, 1983; Klemperer, 1984; Halfpter *et al.*, 1985; Klemperer & Lumaret, 1985). Dentro de esta estrategia se han descrito varios patrones etológicos, según se trate de *r* o *K*-estrategas (MacArthur & Wilson, 1967; MacArthur, 1972; Daly & Wilson, 1983). Todos los géneros registrados en el presente estudio (*Onitis*, *Cheironitis*, *Bubas*, *Euoniticellus*, *Caccobius*, *Euonthophagus*, *Onthophagus*, *Sericotrupes*, *Stereopyge* y *Thorectes*), pertenecientes a las familias *Scarabaeidae* y *Geotrupidae*, siguen el patrón I de Halfpter & Edmonds (1982), caracterizado por: la construcción de nidos subterráneos más o menos complejos, el aprovisionamiento de masas-nido y la elaboración de una cámara de pupación por la larva a medida que va consumiendo su provisión de alimento¹⁰. En la clasificación jerárquica de Doube (1990) los paracópridos quedarían englobados en los grupos funcionales FGIII (cavadores rápidos), FGIV y FGV (cavadores lentos). Cabe señalar, no obstante, que algunos *Thorectes* y otros *Geotrupidae* exhiben comportamientos telefágicos: *Thorectes lusitanicus*, *Jekelius castillanus*, *J. intermedius*, *J. nitidus* o *Trypocopris pyrenaicus* (Howden, 1955a; Crovetti *et al.*, 1984; López-Colón, 1985; Palestini & Zunino, 1985; Zunino y Palestini, 1986; Zunino, 1991; Romero-Samper, 1993 y 1996; Ruiz, 1995). Incluso endocópridos, como en el caso de *T. lusitanicus* (Klemperer & Lumaret, 1985; Martín-Piera y López-Colón, 2000). Si dentro de un mismo género pueden observarse

⁹ Se ha constatado que el tratamiento veterinario con de diversos parasiticidas, helminticidas, vermícidias y larvicidas (abamectinas, ivermectinas, eprinomectinas, moxidectinas, doramectinas, piretroides, moxidectinas,...) afecta gravemente a la supervivencia de los coleópteros coprófagos (Lumaret, 1978 y 1986; Wall & Strong, 1987; Wardaugh & Rodríguez Menéndez, 1988; Wardaugh & Mahon, 1991; Fincher, 1992; Fincher & Wang, 1992; Lumaret *et al.*, 1993; Wardaugh *et al.*, 1993; Doherty *et al.*, 1994; Holter *et al.*, 1994; Strong & Wall, 1994; Herd, 1995; Kruger & Scholtz, 1996; Floate, 1998; Lumaret & Kadiri, 1998; Kruger *et al.*, 1999; Martínez *et al.*, 2000; Lumaret & Errouissi, 2002; Sauaressing, 2003; Iwasa *et al.*, 2005; Lumaret y Martínez, 2005; Lastro, 2006; Agoiz-Bustamante, 2008; *en prensa*).

¹⁰ El comportamiento paracóprido es descrito, históricamente, entre otros, por Furneaux (1894).

distintos patrones, cabe deducir que no existe una explicación filogenética en la adaptación de uno u otro de los tres modelos básicos de nidificación: telecóprido, paracóprido o endocóprido (Bornemissza, 1976). Esta diversidad intragenérica en los comportamientos nidificadores, podría explicarse en base a la historia evolutiva de los *Scarabaeoidea*, a su registro fósil.

Entre las comunidades de Escarabeidos coprófagos, aquellos que exhiben un patrón de nidificación paracóprido son, junto con los telecópridos (“rodadores”), los de mayor relevancia agronómica en el mantenimiento de los ecosistemas pascícolas (Martín-Piera y Lobo, 1995). Esta importancia radica en su alta capacidad de dispersión del excremento. La razón peso vivo/cantidad de excremento dispersado varía, en los *Scarabaeidae*, entre 1/5 y 1/1.000 (Doube, 1990). El caso más extremo lo encontramos entre los paracópridos *Heliocopris*, capaces de enterrar hasta tres kilogramos de estiércol cada día (Klemperer & Boulton, 1976). Una pareja de *Onthophagus taurus* (especie registrada en el presente estudio) entierra una media de 36,8 gramos de estiércol en su periodo reproductor (Hunt & Simmons, 2002), dependiendo de la naturaleza del suelo (Fincher, 1973; Bertone *et al.*, 2006)¹¹.

Por lo que concierne a los paracópridos, cabe reseñar la datación fósil¹² de varias especies, en el Liásico (180 eones) y Cretácico (146-65 eones) en Europa y China: *Geotrupoides litographicus* Handlirsch, 1906, *G. vitiminensis* Nikritin, 1977, *G. leptoscelis* Nikritin, 1977 o *G. sulcatus* Nikritin, 1977 (Zunino, 1984b; Krell, 2000; Martín-Piera & López-Colón, 2000; Lobo y Hortal, 2006). Sin duda, son los rastros de las nidificaciones paracópridas, correspondientes al Cretácico (146-65 eones), halladas en Norteamérica (Chin & Gill, 1996), los vestigios más significativos. Estas trazas vienen a confirmar la coprofagia sobre excrementos de dinosaurios (Jeannel, 1942; Halffer & Matthews, 1966). Sin ánimo de ser exhaustivos, cabe citar el hallazgo de gran cantidad de trazas y masas-nido en un periodo que abarcaría desde el Oligoceno superior (25-33 eones) al Plioceno (5,3-1,8 eones) (Halffer & Matthews, 1966). Ya correspondientes al Pleistoceno medio y superior (7×10^5 – 10^4 años) se han hallado gran cantidad de bolas nido fósiles en Argentina (Frenguelli, 1938).

¹¹ En el estado norteamericano de Kansas, los grandes *Dichotomius carolinus* entierran una media de 48,5 gramos de excremento, mientras que los pequeños *Phanaeus* sólo sepultan 9,62 grs. (Lindquist, 1933).

¹² Para una reciente y pormenorizada revisión sobre tales registros, consúltese: Krell (2000 y 2006).

1.3.- Endocópridos

Pese a su menor relevancia agronómica en el mantenimiento de los ecosistemas pascícolas (Martín-Piera y Lobo, 1995), frente a los telecópridos (Romero-Samper y Lobo, 2006) y paracópridos, el papel de los coleópteros *Scarabaeoidea* endocópridos en las comunidades coprófagas queda compensado por su dominio en abundancia, así como por su nada desdeñable biomasa. Esa abundancia numérica ha sido reseñada en otros estudios realizados en Marruecos (Janati-Idrissi *et al.*, 1999). Varios autores (Bornemissza & Williams, 1970; Waterhouse, 1974; Bornemissza, 1976; Fincher, 1981; Bergstrom, 1983; Lobo y Veiga, 1990) han remarcado la importancia que, precisamente, desempeña la abundancia de las poblaciones de los *Aphodiinae* en el reciclaje de los excrementos¹³, el mantenimiento del pasto, la remoción del suelo y el control de parásitos y plagas del ganado. Relevancia que puede resultar gravosamente afectada por alteraciones antrópicas, como en otros grupos y más arriba comentábamos, en el uso y explotación del agro¹⁴. Los *Aphodius* son particularmente eficaces en el reciclaje de las partículas más finas y asimilables contenidas en los excrementos de rumiantes (bovinos, ovinos y caprinos), frente a los más fibrosos de los monogástricos (equinos): según Holter (2000), este género ingiere partículas < 25 µm.

El comportamiento endocóprido (Fig.1) se caracteriza porque todo el desarrollo embriogenético se sucede en el interior del estiércol o en su interfase con el subsuelo, pero sin que exista recolocación del recurso trófico (Halffter & Matthews, 1966; Bornemissza, 1969 y 1976; Halffter, 1977; Halffter & Edmonds, 1982). Puede darse el caso, incluso, de que las larvas presenten hábitos sabulícolas y regímenes saprófagos e, incluso, rizófagos (Emden, 1941; Carne, 1956; Martín, 1956; White, 1960; Christensen & Dobson, 1976; Veiga, 1985b; Zunino, 1991): alimentándose de detritus orgánicos presentes en las partículas de tierra (caso de los subgéneros *Chilo thorax*, *Melinopterus* y *Nimbus*, dentro de los *Aphodius*) (Landin, 1961; Martín-Piera y López-Colón, 2000). El

¹³ En latitudes más septentrionales, su eficiencia en el consumo de las heces de herbívoros es menor. Así, en Dinamarca, Holter (1979b) indica que cien ejemplares de *Aphodius* apenas ingieren 334 gramos de estiércol en cinco días. 0,668 grs. individuo al día.

¹⁴ En Finlandia, a modo de ejemplo, el número de granjas de ganado bovino (en régimen extensivo) ha decrecido significativamente entre 1930 y el 2000 (Roslin & Koivunen, 1999). Lo que ha derivado en una drástica pérdida de medios pascícolas e, indirectamente, en la distribución de las especies locales de *Aphodius*. De las 36 especies catalogadas en Finlandia: 15 estarían actualmente amenazadas (Rassi *et al.*, 1992). El declinar en las poblaciones de Escarabeidos coprófagos (*sensu lato*) ha sido constatado, particularmente, en otros países de la cuenca mediterránea: Italia (Zunino, 1982); Francia (Lumaret, 1990) o España (Lobo, 2001).

patrón general seguiría, en fin, el observado por Lumaret (1975) para *Aphodius constans*: la oviposición se efectuaría en la misma masa de estiércol, donde se desarrollarían los dos primeros estadios larvarios; la larva de tercera edad migraría hacia el suelo subyacente, donde entraría en ninfosis tras construir la cámara pupal con su propio excremento. Varios autores (Madle, 1934; Jerath, 1960a; White, 1960; Landin, 1961; Holter, 1974 y 1979a; Lumaret, 1975; Christensen & Dobson, 1977; Klemperer, 1978; Dellacasa, 1983; Stevenson & Dindal, 1985; Kim & Lumaret, 1986; Hanski, 1991a; Lumaret & Stiernet, 1991; Romero-Samper y Martín-Piera, 2007b) han registrado un similar comportamiento en varias especies: *Aphodius ater*, *A. conjugatus*, *A. constans*, *A. fimetarius*, *A. lapponum*, *A. quadratus*, *A. rufipes* y *A. tenellus*. En este sentido, puede considerarse un patrón más simple que los exhibidos por los telecópridos y paracópridos. El modelo endocóprido se da entre la vasta mayoría de los *Aphodiidae* (1.850 especies), el grueso de cuyas especies pertenecen al género *Aphodius*, con alrededor de 1.650 descritas (según: Hanski & Cambefort, 1991a).

Ocasionalmente, algunas especies pueden exhibir comportamientos paracópridos. Es el caso de *Aphodius (Coloboapterus) erraticus* (Bernon, 1981; Rojewski, 1983); si bien, como señalan Hanski & Cambefort (1991a), esta excepcionalidad puede darse en casos de extrema competitividad con los paracópridos y telecópridos. Otros casos son *A. (Acrossus) luridus* (Lumaret, 1983), *A. (Teuchestes) fossor* (Zunino & Barbero, 1990) y algunos representantes africanos del género (Jerath & Unny, 1965). También se da el caso contrario, entre familias eminentemente paracópridas como los *Geotrupidae*, donde se dan casos de nidificación endocóprida: como lo es el de *Thorectes lusitanicus* (Klemperer & Lumaret, 1985; Martín-Piera y López-Colón, 2000). Otra excepcionalidad remarcable es el comportamiento cleptoparásito de algunos *Aphodius* sobre las bolas-nido construidas por tele y paracópridos (Chapman, 1869-1870; Klemperer, 1980; Veiga, 1982; Branco, 1983; Cambefort & Hanski, 1991a; Martín-Piera & Lobo, 1993; González-Megías & Sánchez-Piñero, 2003). Comportamiento cleptoparásito, definido por Paulian (1943) y Howden (1955b), que ha sido registrado en algunas especies africanas durante la estación seca (Rougon & Rougon, 1980 y 1983): *Aphodius (Labarrus) lividus*, *A. (Mesontoplatys) rougoni*, *A. (Nialaphodius) bayeri* y *A. (Nialaphodius) nigrita*.

En este sentido, cabe señalar que la mayoría de los endocópridos, pertenecientes a la subfamilia *Aphodiinae*, se comportan como *r*-estrategas (MacArthur & Wilson,

1967; MacArthur, 1972; Daly & Wilson, 1983): alta descendencia (una media de 20 huevos, según Veiga, 1998), baja inversión parental en cada cría, corta longevidad, rápido desarrollo, pequeño tamaño corporal,... La duración del desarrollo preimaginal es relativamente corta, pues la progresiva desecación del recurso trófico, en superficie, fuerza a las larvas a completar cuanto antes su ciclo (Walter, 1980). Si las hembras de *Scarabaeidae*, telecópridos y paracópridos en su mayoría, se caracterizan por una extrema reducción ovárica, presentando sólo el ovario izquierdo con un único ovariolo (Heymons, 1930; Willimzik, 1930; Robertson, 1961; Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Bovo & Zunino, 1983); en el caso de los *Aphodiidae* endocópridos no existe tal. Las hembras de *Aphodius* tienen dos ovarios con varios ovariolos cada uno (Halffter & Matthews, 1966; Lumaret, 1980), lo que les faculta para realizar ovoposiciones de muy pocos huevos, caso de *A. rufipes* (Holter, 1979a), hasta más de cien (Hanski & Cambefort, 1991a). En el caso de los *Geotrupidae*, la situación es intermedia: aunque se mantienen dos ovarios, hay una marcada reducción en el número de ovariolos (Halffter & Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1985). Esto explicaría el porqué, en buena parte de las comunidades coprófagas, los *Aphodiidae* resulten el grupo dominante en abundancia. Otro factor que juega a favor de los *Aphodiidae*, a pesar de no desarrollar elaborados patrones nidificadores, es su flexibilidad fenológica, tal y como señalan Cambefort & Hanski (1991a): la capacidad de invernar como huevos, larvas, pupas o adultos. Algo de extrema importancia, atendiendo a su preferencial distribución paleártica por latitudes más septentrionales.

Si bien el patrón de nidificación endocóprido fue inicialmente descrito para los *Oniticellini* (Bornemissza, 1969; Davis, 1977; Cambefort, 1982; Rougon & Rougon, 1982) es, como decíamos, el más generalizado entre los *Aphodius* (Veiga, 1998). Corresponde este patrón al grupo funcional GF VII de la jerarquía definida por Doube (1990).

Del Cretácico inferior (65 eones) y del Líbano, se conserva un escarabeido con rasgos afodionoides (Martín-Piera y López-Colón, 2000). También en ámbar del Báltico se han encontrado *Aphodius* fósiles (Scholtz & Chown, 1995). De Italia (Dellacasa, 1983) se conserva el fósil de *A. bosniaskii* (Handlirsch, 1906-1908), datado del Mioceno superior (hace 6×10^6 años). Existen buenos registros fósiles de especies actuales (*A. holdereri*, *A. bonvouloiri*: especies del subgénero *Ammoecius*), del Cuaternario (interglaciar “Ipswichian”: hace 120.000 años), tanto de Asia como de Europa (Coope,

1974). Del Interstadial británico “Upton Warren” (hace 40.000 años) se conservan, por lo referido a los endocópridos, varios *Aphodius* y *Heptaulacus* (Coope & Angus, 1975; Coope, 1979). En Alaska y del estadal “Wisconsin” (hace 15.000 años) se han registrado fósiles de *A. congregatus* (Elias, 1994).

De los alrededor de 300 géneros y 8.500 especies de Escarabeidos coprófagos a nivel mundial (Lobo, 1992a), la familia *Aphodiidae* englobaría más de 2.000 especies (Hollande & Thérond, 1998): en torno a las 1.850 de la subfamilia *Aphodiinae*, a la que pertenece el hiperdiverso género *Aphodius*¹⁵, según Hanski (1991a). Globalmente: un 21,765 % de todos los Escarabeidos coprófagos serían Afodinos endocópridos. Centrándonos en los *Aphodiidae* endocópridos, podemos ofrecer una relativa aproximación numérica a sus efectivos, conforme a los datos recopilados por Hanski & Cambefort (1991a) y por Schoolmeesters (2005); no obviando que, entre los Escarabeidos coprófagos, esta familia es de las menos estudiada.

1.4.- Trógidos

Clásicamente los *Trogidae* no han sido considerados estrictos Escarabeidos coprófagos (Cambefort, 1991b), argumentándose su régimen alimenticio queratinófago dentro de la coprofilia (Romero-Samper, 1989). Una dieta apomórfica¹⁶ según Scholtz (1986). Ahora bien, cabe plantear ciertas observaciones. Tanto los adultos como los estadios preimaginales de los trógidos se alimentan, preferentemente, de residuos queratinicos contenidos en las heces de carnívoros u omnívoros (Báguena, 1959; Balthasar, 1963; Lumaret, 1983; Veiga, 1985a; Ortego-Gamboa, 1987; Ruano *et al.*, 1988; Romero-Samper, 1989; Blanco-Villero, 1992; Ruiz, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998; Gómez, 2005), así como de aquellos remanentes, muy abundantes y concentrados, en las egrópilas de rapaces (Vaurie, 1955; Compte, 1986); en nidos de aves (Robinson, 1941; Pardo-Alcaide, 1955; Janssens, 1960; Balthasar, 1963; López-Colón, 1986; Ratcliffe, 1991; Sánchez-Ruiz *et al.*, 1994) o en las madrigueras de mamíferos (Vaurie, 1955; Morón y Deloya, 1991; Ratcliffe, 1991); en los últimos restos de animales en descom-

¹⁵ Del griego ἄφωδος (excremento).

¹⁶ Por apomórficos deben entenderse aquellos rasgos o comportamientos evolutivos aparentemente novedosos, derivados de otros caracterizadores de un taxón ancestral filogenéticamente próximo. La queratinofagia coprófila resultaría una dieta apomórfica, derivada de la transición entre la saprofagia y la coprofagia (véase: Cambefort, 1991b).

posición (Vaurie 1955 y 1962; Pardo-Alcaide, 1955; Payne, 1965; Baker, 1968; Allgower, 1979; Scholtz & Caveney, 1989; Márquez, 1990; Scholtz, 1990; López y Aragón, 1994; Bercedo, 1997; López, 2000; Rosano-Hernández y Deloya, 2002), o en vedijas de lana (Romero-Samper, 1995). Incluso se ha datado su alimentación en base a huevos de ortópteros (Conil, 1880; Van Emden, 1948). Es decir: en un sentido amplio, serían sapro-coprófagos. En segundo lugar, como demuestran los datos de este muestreo, al menos los adultos podrían recurrir a la coprofagia¹⁷ estricta (Hanski, 1991b). Como indican Martín-Piera y López-Colón (2000) y Agoiz-Bustamante (2003), ocasionalmente pueden encontrarse en excrementos de herbívoros y ser recolectados en trampas de caída cebadas con heces de bóvidos y omnívoros (Martín-Piera & Lobo, 1996; Galante y Cartagena, 1998; Dana, 2004; Gómez, 2005). En Nebraska (Estados Unidos), Ratcliffe (1983 y 1991) observó un *Trox hamatus* alimentándose en una bola abandonada de *Canthon* sp., un telecóprido. Aunque también pueden mostrarse como necro-queratinófagos estrictos (Ratcliffe, 1991; Ruiz, 1995; Gómez, 2005), carácter que hace particularmente útil al grupo en medicina forense (véanse, por ejemplo, Báguena, 1952; Muñiz Vélez, 2001 o Williams & Villet, 2006).

De hecho, en opinión de Halfpter & Matthews (1966), no cabría establecer una diferencia fundamental entre los regímenes copro, necro y micetófagos. Argumentos de carácter morfo y fisiológicos, diferenciadores entre adultos y larvas, así parecen avalarlo (véase Anduaga, 2000). Los adultos de los *Scarabaeoidea* saprófagos (*sensu lato*) se regirían por una alimentación coprobionte, en base a la conformación membranosa de sus piezas bucales, capaces de absorber los líquidos y microorganismos presentes en la putrefacción del *pabulum*. Por el contrario, las larvas serían capaces de digerir un elevado contenido de las fibras celulósicas o queratínicas, según sean celulobiontes o queratinobiontes respectivamente, así como los microorganismos desarrollados sobre las mismas, en base a su procesamiento en dos clases de rumen: uno externo, derivado de los reservorios (masas alimenticias acumuladas por los progenitores o por los mismos preimaginales) de los que se nutre la larva (Halfpter, 1997); el otro interno, correspondiente al mismo sistema digestivo de la larva (Goidanich & Malan, 1964).

El comportamiento reproductor de los *Trogidae*, estudiado en varias especies (Fabrè, 1925; Báguena, 1959; Baker, 1968; Lumaret, 1983; Scholtz, 1986; Zunino, 1987; Romero-Samper y Martín-Piera, 1990), no podría encuadrarse entre los modelos

¹⁷ Del griego: κόπρος (excremento) y φαγείν (comer).

propuestos por diferentes autores (Halffter & Matthews, 1966; Bornemissza, 1969 y 1976; Davis, 1977; Halffter, 1977; Cambefort, 1982; Halffter & Edmonds, 1982; Rougon & Rougon, 1982; Doube, 1990) para categorizar las pautas nidificantes del grupo. Resumidamente (véase, para más detalle, la bibliografía citada) pueden establecerse tres patrones entre los Escarabeidos coprófagos, sea cual fuese la procedencia del recurso: telecópridos, paracópridos y endocópridos.

Entre los *Trogidae*, de hecho, no se observan cuidados parentales ni hacia los huevos ni hacia las larvas, limitándose las hembras a ovopositar en el suelo subyacente al recurso (Xambeau, 1892; Fabré, 1925; Báguena, 1959; Baker, 1968; Romero-Samper, 1989; Romero-Samper y Martín-Piera, 1990). Si bien, Lumaret (1983) observa puestas excepcionales en el seno del *pabulum* o sobre él; lo que podría interpretarse como un patrón endocóprido. Es la larva neonata la que ascenderá a la superficie, guiada por un geotropismo negativo (Palestrini *et al.*, 1992), para proceder al aprovisionamiento de su galería (Fig.1). Cada estadio larvario se rige por un comportamiento alimenticio característico (Romero-Samper y Martín-Piera, 1990): los dos primeros corresponderían al modelo hipofágico definido por Zunino y Palestrini (1986); existiendo una auténtica “relocation”¹⁸ del *pabulum*, según la interpretación de Halffter & Edmonds (1982) (véase también Zunino, 1987). Bajo ese enfoque, Morón y Deloya (1991) los definen como telio-necrófagos¹⁹. Un comportamiento que, en opinión de Zunino (1991), contribuiría a reducir la competencia alimentaria y las agresiones. El comportamiento nidificador que exhiben, en fin, los estadios preimaginales es similar al observado en Escarabeidos coprófagos estrictos como, por ejemplo, *Aphodius luridus* (Lumaret, 1983).

El registro fósil de los *Trogidae* es bastante escaso, en relación al de otras familias. Tan sólo se conocen algunos trógidos fósiles del Interstadial “Upton Warren” de Inglaterra y de hace 40.000 años (Coope & Angus, 1975).

Los *Trogidae* comprenden 5 géneros y alrededor de 474 especies a nivel mundial (Haaf, 1954; Vaurie, 1955 y 1962; Scholtz, 1982; Scoolmesters, 2005): 331 especies de *Trox*, 100 de *Omorgus*, 7 de *Afromorgus*, 35 de *Polynoncus* y 1 de *Prototrox*.

¹⁸ Recolocación.

¹⁹ Croveti *et al.* (1984) reseñan la ocasional y oportunista dieta necrófaga del geotrupino *Thorectes intermedius*.

En la Península Ibérica se encuentran los dos primeros géneros citados, con un total de catorce especies (de la Fuente, 1926; Báguena, 1960 y 1967; Torres-Sala, 1962; López-Colón, 1988; Veiga y Martín-Piera, 1988; Romero-Samper, 1995; Kalz & Krell, 1999; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En el norte de África (Pittino, 1983; Baraud, 1985 y 1987) se encontrarían 7 especies de *Trox*, de las cuales 5 estarían presentes en Marruecos (Tabla I), así como 6 de *Omorgus*. La distribución magrebí de este último género no parece muy bien estudiada, pues Baraud (1985) no cita ninguna especie de Marruecos; si bien *Omorgus suberosus*, presente en la Península Ibérica, podría haber colonizado nuestro territorio desde el Magreb (Bercedo, 1997; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

1.5.- Importancia agronómica de los Escarabeidos coprófagos

Todos los grupos de Escarabeidos coprófagos desempeñan un papel de suma relevancia a nivel agronómico, como bien señala Báguena (1967). Sus regímenes alimenticios y comportamientos reproductores, unidos a la periodicidad fenológica de sus ciclos vitales, hacen de este grupo el principal en la desaparición de un recurso efímero y concentrado en unidades discretas, como lo es el estiércol. Como señalan Martín-Piera y López-Colón (2000), en las sucesiones heterotróficas que se desarrollan dentro de la comunidad coprófila, los Escarabeidos coprófagos son el grupo dominante.

Como ya señalábamos para los paracópridos, el volumen de excremento enterrado puede variar según las especies y el tipo de nidificación desarrollado. Lo mismo puede decirse para los telecópridos y, ocasionalmente, para algunos endocópridos. Estos últimos, sin embargo, mayoritariamente consumen el recurso en superficie. En conjunto, su papel resulta de crucial importancia en el mantenimiento de los ecosistemas pascícolas, así como en el incremento de su fertilidad (Halffter & Matthews, 1966; Fincher *et al.*, 1981; Halffter & Edmonds, 1982; Cambefort, 1986; Rougon *et al.*, 1988; Yokohama *et al.*, 1991a; Martín-Piera y Lobo, 1995; Behling Miranda, 2006).

La mineralización de los excrementos redundará, directamente, en una mejora de la calidad, biomasa y palatabilidad de las especies pratenses (Bornemissza, 1960; Gillard, 1967; Bornemissza & Williams, 1970; Bornemissza, 1976; Fincher, 1981;

Rougon *et al.*, 1988; Yokohama *et al.*, 1991a y b; Bang *et al.*, 2005; Bertone *et al.*, 2006; Losey & Vaughan, 2006).

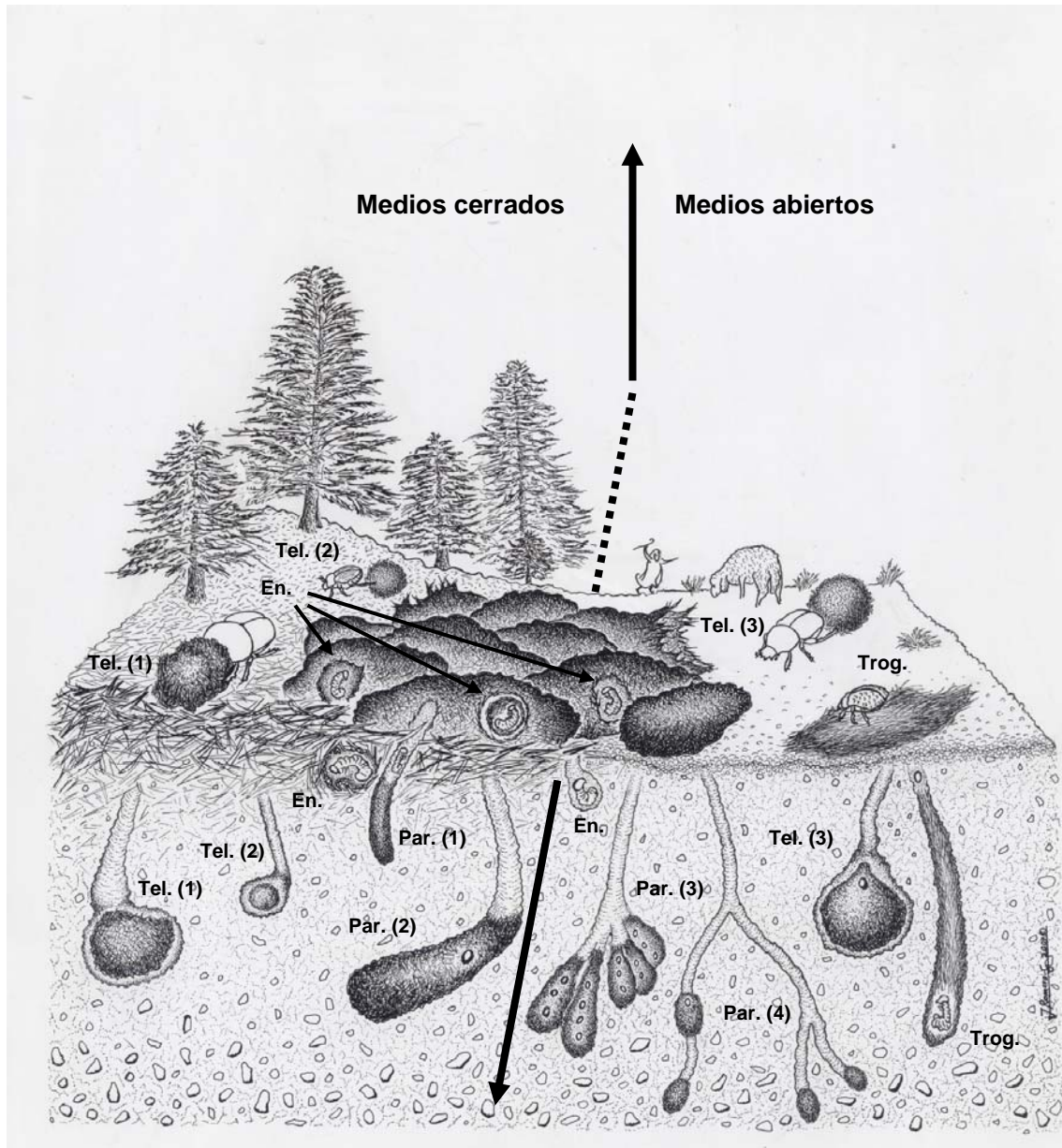


Fig. 1. Modelización de los distintos patrones nidificadores y comportamientos alimentarios entre los Escarabeidos coprófagos del Medio Atlas, según los medios sean cerrados (bosque) o abiertos (pastizal). **Tel. (1):** telecópridos del género *Thorectes*. **Tel. (2):** telecópridos del género *Sisyphus*. **Tel. (3):** telecópridos de los géneros *Gymnopleurus* y *Scarabaeus*. **En.:** endocópridos del género *Aphodius*. **Par. (1)** (ocasionalmente posible): paracópridos del género *Aphodius*. **Par. (2):** paracópridos de los géneros *Sericotrupes* y *Stereopyge*. **Par. (3):** paracópridos del género *Onitis*. **Par. (4):** paracópridos del género *Onthophagus*. **Trog.:** telio-necrófagos del género *Trox*.

En segundo lugar, hay que destacar la eficacísima competencia que los Escarabeidos ejercen sobre otros grupos, particularmente los dípteros, que pueden englobar especies parásitas del ganado (Bornemissza, 1970; Blume *et al.*, 1973; Macqueen, 1975; Fay & Doube, 1983; Edwards & Aschenborn, 1987; Doube & Moola, 1988; Roth *et al.*, 1988; Ridsdill-Smith, 1990; Tyndale-Biscoe & Vogt, 1996) y transmisoras de enfermedades. Tres ejemplos de estos hematófagos son: la “mosca del arbusto” (*Musca vetustissima*) y las “moscas del búfalo” (*Haematobia irritans* y *H. thirouxii*).

La actividad de los Escarabeidos coprófagos reduce, asimismo, el número y la supervivencia de nemátodos y otros helmintos gastrointestinales, parásitos del ganado (Bryan, 1973; Fincher, 1975; Bergstrom *et al.*, 1976; Bryan & Leer, 1989).

Finalmente, cabe reseñar la participación de los *Scarabaeoidea* coprófagos en la dispersión de semillas. En este fenómeno, conocido como diplocoria (Vander Wall *et al.*, 2005), se da un vector de dispersión primario (un vertebrado frugívoro) y otro secundario (un Escarabeido) que utiliza como recurso trófico el excremento de aquel. Se ha estudiado en primates, elefantes, reptiles, aves y anfibios de bosques húmedos tropicales (Young, 1991; Estrada & Coates, 1993; Estrada *et al.*, 1993; Sheperd & Chapman, 1998; Andresen, 1999; Feer, 1999; Andresen, 2000, 2001, 2002, 2003 y 2005; Dudley, 2000; Vulinec, 2000; Chapman *et al.*, 2003; Vander Wall *et al.*, 2004). A falta de estudios, no resulta ilógico pensar que los Escarabeidos coprófagos actúen, en otro tipo de medios, como dispersores secundarios de las semillas de gramíneas y otras plantas forrajeras, ingeridas por el ganado.

Todos estos efectos positivos se ven amplificados por la diversidad del grupo y por las altas densidades que pueden alcanzar sus “gremios”²⁰ dentro de la comunidad coprófila. La amplia gama de patrones nidificadores exhibidos (Halffter & Matthews, 1966; Bornemissza, 1976; Halffter & Edmonds, 1982; Doube, 1990) maximiza el aprovechamiento y mineralización del estiércol. Por lo que se refiere a la abundancia, en aquellas comunidades bien conservadas pueden encontrarse gran número de Escarabeidos. Así por ejemplo, Anderson & Coe (1974) registraron 16.000 escarabajos coprófagos en 1,5 kgs. de excremento de elefante en el Este de África.

²⁰ Del inglés “guild”.

2.- ANTECEDENTES HISTÓRICOS

La fauna coleopterológica del norte de África ha atraído, de siempre, la atención de los entomólogos europeos. No extraña tal predilección por un área exótica, dada su proximidad al viejo continente. Al menos, pueden establecerse cinco puntos de máxima cercanía. El más próximo, entre ambas riberas españolas (Tarifa y Ceuta), es el estrecho de Gibraltar, con apenas 14,4 kilómetros. Melilla sería el siguiente. En orden de distancia seguirían las siguientes ínsulas mediterráneas: Sicilia, Cerdeña, archipiélago balear y Creta. Ya en la confluencia euro-turánica, Chipre representa otro punto de confluencia entre las faunas del norte de África y Asia Menor, un enlace con Europa. Otro motivo de atención ha sido la dominación colonial, hasta el pasado siglo, por distintas naciones europeas (Alemania, Bélgica, España, Francia, Gran Bretaña, Holanda, Italia y Portugal).

Por lo que atañe a la zoología, ya desde el siglo XIX son reseñables las expediciones científicas españolas al África hespérica (Hernández-Pacheco *et al.*, 1949)²¹. Cabe mencionar las exploraciones de Domingo Badía y Leblich (Alí Bey el Abbassi) entre 1801 y 1807, la de Julio Cervera y Francisco Quiroga en 1866, la de Norberto Font y Sagué en 1902, la de Eduardo Hernández-Pacheco y Manuel Martínez de la Escalera en 1934. A partir de 1941 se sucedieron varias más. No es de extrañar si, con el tiempo, contemplamos nuestra larga historia común (Torrecillas Velasco, 2006)²².

Los primeros coleopterólogos de Europa que se adentran en el estudio de la fauna magrebí son alemanes (Reitter, 1892), españoles (Escalera, 1914 y 1925) y austriacos (Winkler, 1929). Aunque previo, apenas una década antes de la publicación de la obra de Reitter, nos parece significativo reseñar el viaje cinegético que el Archiduque y Príncipe Heredero al trono del Imperio Austrohúngaro, Rodolfo Francisco Carlos José

²¹ Según dichos autores: “*En la Hesperia africana está comprendida la antigua Mauritania Tingitana, el país de Yezirat-el-Mogreb (la isla de Occidente), o sea Marruecos, con el Atlas. Comprende también Hesperia, al sur del Atlas, un conjunto territorial atlántico, de marcada individualidad natural, que va adquiriendo características, cada vez más desérticas, hacia el Sur, hasta que pasado el Trópico de Cáncer, el territorio de Tiris es puro desierto*”. Según el Diccionario de la Lengua Española de la Real Academia, las *Hesperides* (del griego Εσπερίδες) serían las hijas de Atlas (Marruecos) y Hesperis (penínsulas Ibérica e Itálica).

²² Un buen resumen de las sociedades geográficas españolas que, desde el s. XIX, se ocuparon de la exploración de África (particularmente de Marruecos, el Sahara y Guinea), puede encontrarse en Darías de las Heras (2002). Merece particular mención el Instituto de Estudio Africanos (1945-1975), dependiente del C.S.I.C.

de Habsburgo, realizó en la primavera de 1879 por Iberia, llegando incluso a Gibraltar y Tánger (Urquijo, 1989). Al príncipe Rodolfo, en busca de rapaces, le acompañaba Alfredo Edmundo Brehm, un pionero en la zoología y etología que ya conocía el norte de África (Brehm, 1855).

No son desdeñables, sin duda, las aportaciones de otros entomólogos europeos al conocimiento de la escarabeidofauna africana. Así, Bedel (1892) revisa los *Scarabaeus* paleárticos y Boucomont (1921) los *Oniticellini* africanos. D'Orbigny (1913 y 1915) se centra, entre otros grupos, en los *Onthophagus* africanos. Peyerimhoff (1921 y 1945/47) en los Escarabeidos marroquíes.

Con más de quinientas páginas, el catálogo "*Los Coleópteros de Marruecos*", de Manuel Martínez de la Escalera y Pérez de Rozas (1914), constituye la obra más extensa y meticulosa de aquellos inicios en el estudio de la fauna coleopterológica del África paleártica. La obra tiene su origen en la expedición organizada por la Comisión de Estudios del noroeste de África de la Sociedad Española de Historia Natural. Escalera prospectó bastas áreas: Anatolia (Turquía), los montes Amanus (Siria), Marruecos, Sahara occidental, Guinea Ecuatorial, Fernando Póo, Nigeria, Liberia e Islas Canarias (López-Colón y Baena, 2005).

Tras las obras de Reitter, Escalera y Winkler, destacan los estudios de otros autores europeos sobre la escarabeidofauna magrebí. Normand (1936 y 1938) estudia los Escarabeidos coprófagos de Túnez, Schatzmayr (1930 y 1946) los de Libia y Egipto, Mateu (1950) los del Ifni y Sahara, Kocher (1958 y 1969) los de Marruecos, Balthasar (1963) los del norte de África, en general, y Alfieri (1976) los de Egipto. En esta transitoria etapa no debemos obviar los trabajos de Petrovitz (1968 y 1971) referidos a los *Glaresis* y *Anomius* (subgénero, este último, de los *Aphodius*) norteafricanos. Sin olvidarnos de Aguesse & Bigot (1979-80) o Dewhurst (1979-80), entre otros. Esta serie de trabajos constituye el grupo precursor de los estudios más actuales.

Mención especial merecen las aportaciones de Anselmo Pardo Alcaide (López-Colón y Baena, 2005), discípulo de Escalera, quien no sólo describió, por lo que se refiere a los *Scarabaeoidea*, tres especies de *Glaresis* (Pardo Alcaide, 1958), sino que colectó buen número de ejemplares de Escarabeidos.

La atracción que ha ejercido la fauna entomológica africana sobre los europeos ha trascendido, incluso, a ilustres entomólogos menos conocidos. Un ejemplo es Ernst Jünger (Francotte, 1998 y 2000). Desde una juvenil escapada a África (Jünger, 2004), para alistarse en la Legión Extranjera, el autor alemán visitará varias veces el continente. En sus “*Pasados los setenta (Radiaciones III)*” (1995) describe varias veces sus colectas de Escarabeidos coprófagos, así como el intercambio de material con otros colegas²³.

La primera monografía sobre la superfamilia *Scarabaeoidea* en el norte de África se debe al Profesor Jacques Baraud (1985). Un volumen de 651 páginas y 212 figuras que abarca tanto a las familias de *Laparosticti* como a las de *Pleurosticti*²⁴. Incluye claves de identificación, descripciones, distribuciones y comentarios. En 1987, el mismo autor reactualiza la monografía. Baraud consultó, entre otras y por ceñirnos a las oficiales, las colecciones del Museo de Historia Natural de París, del Museo de Budapest, del Museo de Génova y del Instituto Científico Jerifiano (Rabat): lo que denota la existencia de precedentes registros y campañas. La obra de Baraud, por lo que concierne a los Escarabeidos coprófagos del Magreb, coronaba toda una trayectoria investigadora (1960; 1965a y b; 1970; 1971a y b; 1975; 1978) dedicada a este grupo en este área geográfica.

Paralelamente, se publica la relación de *Aphodiidae* registrados por Giovanni Dellacasa y Riccardo Pittino en un viaje a Marruecos (1985). Se van publicando nuevas aportaciones, no menos importantes por breves que resulten, entre las que cabe citar: Chavanon (1990), Tauzin (1990), Ávila *et al.* (1993), Ruiz y Ávila (1993), Ruiz *et al.* (1993), Ruiz (1995), Chavanon & Bouraada (1996).

Una segunda monografía de relevante importancia aparece en 1998, obra de André Hollande y Jean Thérond, referida a los *Aphodiidae* del norte de África. Siguiendo el estilo de la de Baraud (1985), en 280 páginas (371 figuras) trata las 151 especies conocidas hasta entonces.

²³ Véanse, por ejemplo, las págs. 332, 338 y 377 (*op. cit.*).

²⁴ “Es clásica la división de los *Scarabaeidae* en dos grandes secciones, antiguas extensas subfamilias: *Laparostictica* o *Coprophaga*, con los estigmas abdominales abiertos en los correspondientes pleuritos y generalmente un régimen alimenticio al que hace referencia su segundo nombre, y *Pleurostictica* o *Melolonthinae* (*sensu lato*), en que al menos los últimos estigmas no están abiertos en los pleuritos y cuyos individuos nada tienen que ver con la coprofagia” (Báguena, 1967).

Recientemente, los entomólogos marroquíes han comenzado a interesarse muy vivamente por la fauna de Escarabeidos coprófagos del reino halautita, irrumpiendo en estudios de índole ecológica. Varios son los estudios referidos a la zona tratada en el presente estudio, el Medio Atlas. En 1995, Benslimane Mohammed Aziz aborda el estudio de los Escarabeidos coprófagos en la región de Ifran. Ese mismo año, Belaziz Fatima se centra en la región de Fez Saïs. Con la colaboración del prestigioso Jean-Pierre Lumaret, en 1999 Abdellatif Janati-Idrissi y Nasera Kadiri estudian las comunidades coprófagas en seis estaciones de la citada cordillera. Otras zonas del país también son objeto de meticulosos estudios. En 1986, Aouinty Brahim estudia las comunidades coprófagas del Oued Mellah en Mohammedia. Nasera Kadiri, en 1989, estudia los Escarabeidos coprófagos del Marruecos oriental. Janati-Idrissi en el 2000, presenta su tesis doctoral sobre este grupo en el Marruecos central. El Marruecos noroccidental es abordado en el 2006, por su parte, por Said Haloti, Abdellatif Janati-Idrissi, Hassan Chergui y Jean-Pierre Lumaret.

Así pues, en el estado actual de nuestros conocimientos, podemos concluir que la fauna de Escarabeidos coprófagos de Marruecos está razonablemente bien catalogada, al menos en determinadas zonas. Sin embargo, los aspectos ecológicos en que se ven involucradas estas comunidades, recientemente han empezado a estudiarse, como indican Janati-Idrissi *et al.* (1999). Por ende, excepto en contados estudios (Erroussi *et al.*, 2004; Lumaret, 2007), no se ha abordado el análisis comparativo entre las comunidades coprófagas del Magreb y las de Europa. Esta ausencia de estudios resulta relevantemente significativa en el caso de la Península Ibérica, dada la proximidad geográfica, así como las similitudes orográficas, botánicas o climáticas entre ambas riberas.

3.- OBJETIVOS DEL TRABAJO

Conforme reseñábamos más arriba, la diversidad de las comunidades de Escarabeidos coprófagos en la cordillera del Medio Atlas marroquí parece bastante conocida. Puede ofrecerse una valoración sobre la riqueza de las mismas: entre 51 (presente estudio) y 68 especies, compilando las no registradas en nuestros muestreos pero si señaladas por otros autores (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999). Estas diferencias tienen su explicación en la metodología seguida en los diversos estudios, pero también en otras causas.

En primer lugar, debe señalarse que los muestreos han podido realizarse con una periodicidad más o menos extensa. Fatima (1995), Mohammed (1995) y Janati-Idrissi *et al.*, 1999) han realizado muestreos mensuales a lo largo de todo un año. Habiendo registrado, respectivamente, 36, 40 y 56 especies. Sin embargo, un muestreo más exhaustivo (en el tiempo) no implica una mayor detección de diversidad. En nuestro estudio, como más adelante apuntaremos, con sólo dos muestreos mensuales (con dos años de diferencia), registramos 51 especies.

Segundo, las localidades seleccionadas en los diferentes trabajos, en un área tan amplia, difieren notablemente en altitud, longitud y latitud. Mohammed (1995) sólo muestreó en una estación a 1.200 metros de altitud. Janati-Idrissi *et al.* (1999) en varias, entre los 287-1.664 metros: un rango muy amplio que explicaría el gran número de especies registradas (cincuenta y seis). Fatima (1995), por su parte, en una localidad a 1.000 metros. Nuestro muestreo abarcó cotas muy superiores: hasta los 2.050 metros de altitud.

Apuntaríamos, por ende, una tercera explicación de carácter ombroclimático. Y es que, los rebaños de ganado ovino (principal fuente de *pabulum*) para los coleópteros *Scarabaeoidea* coprófagos) pueden trashumar por diferentes zonas según la climatología estacional y, en consecuencia, la calidad de los pastos (Aguirre-Prado, 1963).

Así, como primer objetivo, nos planteamos identificar las especies que constituyen las comunidades de Escarabeidos coprófagos en un transepto del Medio Atlas. Seleccionamos diez localidades en las que aún no se había realizado un muestreo metódico. A la par, estimar en qué grado los inventarios resultaban fiables, en lo que se re-

fiere a índices de riqueza. A la par, iniciamos un cartografiado de los *Scarabaeoidea* coprófagos, tanto los registrados en el área de estudio como las restantes dataciones de Marruecos (Romero-Samper y Lobo: *en preparación*).

En segundo lugar, nos interesaba conocer someramente algunas de las adaptaciones ambientales de dichas comunidades. Concretamente: la influencia del tipo de hábitat, la distribución altitudinal y la representación estacional. Este objetivo nos parecía de relevante importancia, dada la escasez de estudios ecológicos sobre este grupo en el área estudiada, tal como indicábamos más arriba. Ausencia que se hacía particularmente notable en la selección del tipo de hábitats. En ese sentido, pretendimos evaluar cómo influye en la composición de las comunidades que el medio sea abierto o cerrado. En qué medida la altitud de las distintas localidades determina la riqueza y abundancia de las mismas. Y, en fin, determinar las variaciones faunísticas que se suceden entre la primavera y el otoño.

Finalmente, nos propusimos realizar un estudio comparativo entre las comunidades coprófagas del Medio Atlas y las del sur de Europa, particularmente de la Península Ibérica. En este sentido, nos parecía de interés procurar estimar la importancia de estas especies en el conjunto de las comunidades de Escarabeidos coprófagos, comparando dicha relevancia con la que estas mismas especies poseen en la Península Ibérica en dos periodos temporales distintos (antes y después de 1950)²⁵. Este tipo de análisis comparativos ya se han realizado entre varias regiones del viejo continente, tanto a nivel intra como internacional. Sin embargo, por lo que atañe a este grupo de coleópteros, no se había abordado tal evaluación faunística entre las comunidades coprófagas a ambos lados del estrecho de Gibraltar. En definitiva, estudiar la composición faunística de la región estudiada en orden a conocer qué elementos son comunes a ambas riberas y qué otros son endémicos, en mayor o menor medida, del área norteafricana. En este sentido, presuponíamos que el Medio Atlas albergaba una relevante riqueza; algo que, finalmente, pudimos corroborar. Riqueza que nos permitiría abordar el estado de

²⁵ Objetivo que sólo podríamos cumplir para dos de las familias tratadas: *Geotrupidae* y *Scarabaeidae*. De ambas se dispone de una extensa información: BANDASCA (Lobo y Martín-Piera, 1991), una base de datos que recopila toda la información existente sobre la distribución de este grupo animal en la Península Ibérica. No así de los *Aphodiidae* y *Trogidae*.

conservación de las comunidades coprófagas en el Medio Atlas y en la Península Ibérica²⁶.

Nuestra intención última es que el análisis de estos datos permita evaluar la relevancia general de estas especies. Y así, comprender los cambios en la estructura y funcionamiento de las comunidades, que han podido ocurrir como consecuencia de los procesos históricos o la modificación en el uso del territorio.

²⁶ Sobre la importancia de los Escarabeidos coprófagos en los estudios de inventarios de riqueza de especies, así como en la evaluación de impactos por la fragmentación del hábitat, véanse por ejemplo: Kleim, 1989; Halfpeter & Fávila, 1993; Escobar, 1994; Lopera, 1996; Amat *et al.*, 1997; Noriega *et al.*, 2007).

4.- METODOLOGÍA

4.1.- Área estudiada

El Medio Atlas (o Central) corresponde a una de las tres zonas en las que se subdivide la cordillera del Atlas²⁷, una extensa cadena orográfica que cruza el Magreb desde la costa mediterránea de Túnez a la atlántica de Marruecos, frente al archipiélago de las Canarias. Su orogenia principal se debe a plegamientos alpinos por el siguiente orden cronológico: Cretáceo medio (hace 120–90 x 10⁶ años), Eoceno (55–33 x 10⁶ años), Mioceno medio (16–11 x 10⁶ años). Consecuencia pues de las sucesivas aproximaciones y colisiones entre Europa y África²⁸. De menor relevancia fueron los plegamientos precámbricos (4.600–570 x 10⁶ años) y hercinianos o paleozoicos (360–251 x 10⁶ años). La cota altitudinal mayor se encuentra en Jebel Bou Naceur (3.340 metros), en las inmediaciones de El Kébir.

La orientación del Medio Atlas es diagonal (Fig.2), de suroeste a noreste, extendiéndose a lo largo de 330 kilómetros. Al oeste, esta cordillera queda delimitada por Beni Mellal (latitud 32,32 N; longitud 6,46 W), al este por Taza (latitud 34,22 N; longitud 4,02 W). Por el norte, sus límites alcanzan las inmediaciones de Azrou (latitud 33,42 N; longitud 5,2 W); por el sur las de Midelt (latitud 32,69 N; longitud 4,75 W).



Fig. 2. Delimitación del Medio Atlas en una imagen satélite de Marruecos.

²⁷ De la voz *adrar*: “montaña”, en los dialectos beréberes.

²⁸ Conexiones que, como más adelante veremos, han podido jugar un papel decisivo en la composición faunística de los *Scarabaeoidea* coprófagos del Medio Atlas.

En la cobertura arbórea (Kadiri, 1989) dominan los cedros del Atlas (*Cedrus atlantica*), en bosques que se extienden desde los pisos montanos a los alpinos. En estas áreas forestales se encuentran, en menor medida, encinas (*Quercus ilex*), coscojas (*Q. coccifera*), fresnos (*Fraxinus excelsior*), sabinas (*Juniperus phoenicea* y *J. thurifera*) y enebros (*J. oxycedrus*). Son frecuentes los espinos (*Crataegus* sp.). En las cotas más bajas, se dan alcornoques (*Quercus suber*) y arganias²⁹ (*Argania spinosa*).

En los medios abiertos destaca una vegetación constituida por los siguientes géneros (Kadiri, 1989; Janati-Idrissi *et al.*, 1999): *Muscari*, *Calendula*, *Arisarum*, *Adonis*, *Ziziphus*, *Urginea*, *Convolvulus*, *Rosmarinus*, *Thymus*, *Chamaerops* y *Stipa*.

Parámetros	Estación	Enero	Febre.	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agos.	Septi.	Octu.	Noviem.	Diciem.
Tª máxima media (°C)	Taza	14,1	16,0	18,1	19,9	24,3	29,4	34,9	34,7	30,6	24,2	18,5	14,7
	Meknes	15,3	16,6	18,6	20,0	23,8	27,8	32,7	32,6	29,6	24,5	19,3	15,6
	Midelt	12,3	13,8	16,3	18,1	22,2	27,2	32,6	32,2	27,3	21,2	15,7	12,5
	Ifran	8,9	9,9	11,9	13,2	17,5	22,5	28,7	28,9	24,7	18,4	12,5	9,4
Tª media (°C)	Taza	9,9	11,3	13,0	14,7	18,4	22,7	27,2	27,3	24,1	18,8	13,8	10,4
	Meknes	10,2	11,5	12,9	14,4	17,7	21,2	25,2	25,3	22,9	18,7	14,2	10,7
	Midelt	6,5	7,9	9,9	11,7	15,5	19,8	24,5	24,2	20,1	15,0	10,1	6,8
	Ifran	4,1	5,2	6,6	8,0	11,8	15,9	21,2	21,4	17,9	12,5	7,8	4,7
Tª mínima media (°C)	Taza	5,4	6,6	7,9	9,6	12,4	16,1	19,6	19,9	17,5	13,4	9,1	6,1
	Meknes	5,2	6,3	7,2	8,8	11,5	14,6	17,7	17,9	16,2	12,8	9,1	5,8
	Midelt	0,6	2,0	3,5	5,3	8,7	12,4	16,3	16,2	12,9	8,7	4,4	1,2
	Ifran	-0,8	0,5	1,4	2,8	6,0	9,4	13,7	13,9	11,0	6,6	2,9	-0,0
Precipitación media (mm)	Taza	109,7	137,3	90,4	94,2	53,8	18,6	8,3	2,6	14,0	48,0	105,1	118,7
	Meknes	89,4	84,4	78,4	74,3	42,6	12,5	2,1	1,9	14,1	47,4	79,6	81,2
	Midelt	15,1	18,4	17,8	31,9	31,4	18,6	5,1	7,0	17,1	17,4	20,1	8,2
	Ifran	9,0	1,0	1,0	7,0	76,7	38,3	13,6	12,7	33,3	72,9	158,3	141,8
Días con lluvia	Taza	11,9	13,0	10,7	11,5	9,0	4,3	1,8	1,6	4,2	8,0	11,3	12,1
	Meknes	10,5	10,1	9,9	10,3	7,3	3,5	0,9	1,4	3,4	7,6	9,8	9,6
	Midelt	5,0	5,8	6,1	7,2	7,1	4,7	3,4	4,3	6,2	5,8	5,7	4,6
	Ifran	10,6	12,4	12,1	12,4	10,3	6,5	3,8	4,2	6,5	8,4	10,8	10,3
Media diaria de insolación (horas)	Taza	6,2	6,7	7,4	8,1	9,4	10,3	11,2	10,3	9,0	7,5	6,3	6,0
	Meknes	5,6	6,3	7,3	7,9	9,1	10,2	11,2	10,6	8,8	7,3	5,9	5,3
	Midelt	7,4	7,9	8,6	9,1	9,6	10,3	10,3	9,2	8,5	8,2	7,4	7,3
	Ifran	5,8	6,0	6,9	7,0	8,5	10,1	11,0	10,2	8,6	7,3	5,9	5,6

Tabla I. Datos climatológicos, promediados por meses durante treinta años (1961-1990), de cuatro localidades del Medio Atlas: Taza (34,2 N, 4 W, 510 metros), Meknes (33,9 N, 5,5 W, 549 m.), Midelt (32,7 N, 4,7 W, 1.515 m.) e Ifran (33,5 N, 5,2 W, 1.615 m.). Datos elaborados a partir de World Meteorological Organization (2007).

²⁹ “Khaloas” o “morabitos”.

Bioclimáticamente (Tabla I), las cotas más bajas serían semi-áridas, con inviernos fríos o templados. A mayor altitud, el bioclima podría catalogarse como subhúmedo, con inviernos fríos (Janati-Idrissi *et al.*, 1999). Los índices pluviométricos (Mohammed, 1995) varían entre los 450 mm. en Timhdit (1.800 metros de altitud) y los 1.000 mm./anuales en Ain-Kahla (2.250 metros).

4.2.- Material y métodos

Para el presente estudio se realizaron dos muestreos: uno efectuado durante el otoño de 2003 (del 13 al 16 de octubre) y otro primaveral (del 17 al 28 de mayo de 2005). No obedece al azar la elección de estas dos estacionalidades: en el área de estudio, tanto durante el invierno como en el verano los registros son menores, dadas las extremas condiciones climatológicas de ambas estaciones. Para el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) ofrece los diagramas ombroclimáticos de cinco de las seis estaciones estudiadas, en el Medio Atlas; en todas las cuales las curvas de temperatura y precipitación se cruzan en primavera y en otoño. Resumidamente, dicho cruce se produce, en tales diagramas ombrotérmicos (Lecompte, 1986; Martin, 1977), en los siguientes periodos:

- Primavera (abril a junio): entre 30 y 40 mm. de precipitación media; entre 15 y 20° C de temperatura media.
- Otoño (septiembre a octubre): entre 29 y 40 mm. de precipitación media; entre 15 y 20° C de temperatura media.

Como puede observarse, coinciden esos dos periodos más benignos en ambas estaciones. Razón que avala la selección de nuestros dos periodos de muestreo. Otros estudios, como por ejemplo el de Menéndez (1997), referido a los Escarabeidos coprófagos en los Picos de Europa (España), coinciden en reseñar una abundancia máxima durante la primavera y el otoño.

Nuestra área de muestreo comprendió diez localidades ubicadas en la cordillera del Atlas Medio marroquí (Tabla II y Figs.3 y 4). Estas estaciones fueron seleccionadas en función de dos factores principales: altitud y cobertura vegetal. El tipo general de hábitat se redujo a dos medios: zonas de pastizal desprovistas de cobertura arbustiva y/o arbórea (biomas abiertos o herbáceos); bosques de cedros (biomas cerrados) o/y cedros

(*Cedrus atlantica*) y encinas (*Quercus ilex*). Según veremos, tal como sucede en la Península Ibérica (García-Román y Galante, 1989; Martín-Piera & Lobo, 1996; Lobo *et al.*, 1997; Gallardo de la Torre *et al.*, 2002), las comunidades de Escarabeidos coprófagos se decantan por medios cerrados o abiertos, diferenciándose a lo largo del año.

Código	Localidad	X-UTM	Y-UTM	Altitud	Tipo de hábitat	Nº trampas
1	Aguelmane-Azigza	270864	3652056	1560	Pastizal	18
2	Tagounit	295495	3699158	1780	Bosque	18
3	Jbel Hebri	303147	3688449	1930	Pastizal	16
4	Tizi-n-tretten	323575	3703264	1680	Pastizal	18
5	Tizi-n-tretten / bosque	310744	3705703	1805	Bosque	20
6	Mischliffen	307892	3700489	1926	Pastizal	19
7	Ain-Leuh	291298	3695294	1777	Pastizal	20
8	Ain-Kahla1	290869	3681446	1895	Pastizal	14
9	Ain-Kahla2	290621	3673683	2050	Pastizal	20
10	Ain-Kahla / bosque	288774	3676203	2043	Bosque	19

Tabla II. Características principales de las diez localidades de muestreo situadas en el Atlas Medio marroquí.

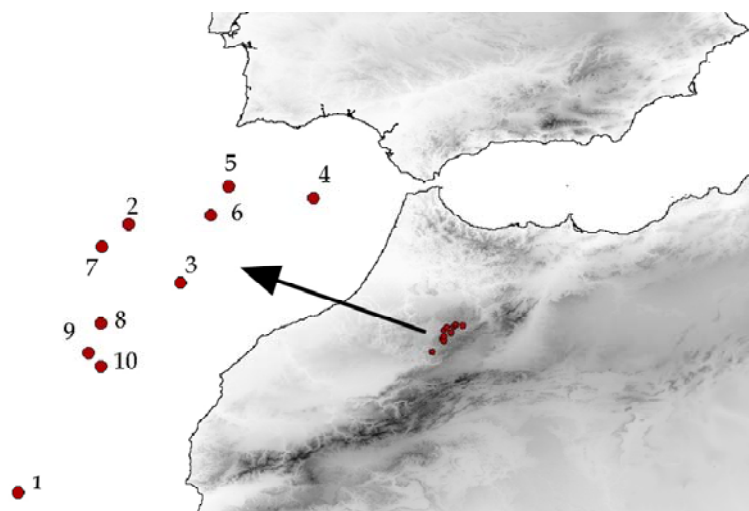


Fig. 3. Mapa general de la situación del área de muestreo y ubicación específica de cada una de las diez localidades.

El muestreo consistió en la colocación de diez trampas de caída, de reconocida eficacia (Howden & Cartwright, 1963; Newton & Peck, 1975; Lumaret, 1979; Steyskal *et al.*, 1986; Bahillo *et al.*, 1988; Lobo *et al.*, 1988; Veiga *et al.*, 1989; Amézquita *et al.*, 1999; Janati-Idrissi, 2000; Gallardo de la Torre *et al.*, 2002; Cartagena y Viñolas, 2004;

Dana, 2004; Lobo *et al.*, 2007a), en cada una de las localidades de colecta y en cada periodo de muestreo (10 trampas x 2 periodos x 10 localidades = 200), aunque desafortunadamente 18 de estas trampas fueron destruidas (ver Tabla II). Cada trampa consistía en un recipiente plástico (21 cms. de diámetro) enterrado a nivel del suelo, en el fondo del cual se dispuso agua, colocándose como cebo: estiércol bovino (350 gramos) sobre la malla superior. En la misma zona, otros autores han empleado hasta 500 (Janati-Idrissi, 2000) y 750 (Errouissi *et al.*, 2004a) gramos de cebo. La selección de esta clase de estiércol se debe a que, como indican los autores citados (véase también Finn & Giller, 2000), las trampas cebadas con el mismo atraen un mayor número de especies e individuos. Las trampas se separaron 10 metros entre si, tal como hicieron Errouissi *et al.* (2004a), permaneciendo activas durante 48 horas. Otros estudios, en el Medio Atlas (Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Janati-Idrissi, 2000) han distanciado las trampas 25 metros. Hay que reseñar que el empleo del cebo mencionado ha podido reducir el registro en riqueza, puesto que en la zona no existe ganado bovino, únicamente ovino (*Ovis aries*)³⁰. Para los Escarabeidos coprófagos, los otros únicos recursos tróficos son los procedentes de los asnos del Magreb (*Equus asinus* ssp. *atlanticus*), los macacos de Berbería (*Macaca sylvanus*)³¹ o los jabalíes (*Sus scrofa*).



Tizi-n-tretten (pastizal a 1.680 m.).



Tagounit (bosque a 1.780 m.).

³⁰ Según Spellerberg (1979), las ovejas sólo asimilan un 49 % del pasto consumido. Los residuos celulósicos, remanentes en el estiércol, resultan un recurso trófico fácilmente aprovechable para la microflora aeróbica del sistema digestivo de los *Coleoptera Scarabaeoidea* coprófagos (Goidanich & Malan, 1964).

³¹ En tiempos, *Macaca sylvanus* habitaba hasta latitudes tan altas como las británicas o alemanas, antes de extinguirse en Europa (Arsuaga y Martínez, 1998).



Tizi-n-tretten (bosque a 1.805 m.).



Jbel Hebri (pastizal a 1.930 m.).



Ain-Kahla (bosque a 2.043 m.).



Ain-Kahla (pastizal a 2.050 m.).

Fig. 4. *Panorámicas de seis de las diez localidades muestreadas.*

4.3.- Índices estudiados y análisis estadísticos

A partir de los datos de colecta, se abordó el estudio analítico de algunos índices básicos en torno a la biodiversidad: i) riqueza; ii) abundancia; iii) biomasa. Se consideraron tres variables³²: i) periodo (primavera u otoño); ii) hábitat (medios cerrados o abiertos) iii) localidad (altitud). El análisis no se centró sólo en el material registrado en el Medio Atlas, sino en la confrontación del mismo con los datos disponibles de distintas cordilleras mediterráneas, particularmente aquellas de la Península Ibérica. En cuanto a riqueza, hemos ponderado la relevancia de cada uno de los cuatro grupos (telecópridos, paracópridos, endocópridos y trógidos) en diferentes niveles taxonómicos:

³² Variables binarias (0/1) en su análisis estadístico (Martín-Piera, 2000; Lobo, 2007), si bien la altitud ha sido (por encima o por debajo de los 1.500 metros) estudiada más exhaustivamente.

riqueza familiar, genérica y específica. Los distintos niveles de riqueza y abundancia permiten obtener un buen indicador del estado de conservación de la fauna coprófaga. Computamos, por ende, los valores de biomasa³³, por ser una medida biológicamente más realista de las abundancias relativas de las especies (Peck & Forsyth, 1982). Finalmente, analizamos la composición biogeográfica de la fauna coprófaga estudiada.

Como en los inventarios faunísticos resulta extremadamente difícil, sino imposible, registrar el número total de especies presentes en el área de estudio (especialmente en el caso de invertebrados), hemos examinado primero si la riqueza obtenida para cada localidad representa una estima fiable de la riqueza total existente en el caso de que el esfuerzo de colecta fuera máximo. Para ello hemos realizado curvas de acumulación o curvas de colecta (Colwell & Coddington, 1994; Gotelli & Colwell, 2001; Willott, 2001; Gray, 2002; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; Martínez Hernández, 2007), en las cuales se relaciona el número de especies registradas a medida que se incrementa el esfuerzo del muestreo (en nuestro caso el número de trampas). El ajuste a una función asintótica de la curva obtenida permite estimar la representatividad de nuestros muestreos, pero también ofrecer un valor de riqueza esperado (ver Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). En nuestro caso hemos considerado que los inventarios producidos en cada una de las localidades podían considerarse representativos cuando, al menos, se colectó el 70% del total de especies estimadas (ver: Hortal y Lobo, 2002). Además de las curvas de colecta se utilizaron también diversos estimadores no paramétricos (Colwell & Coddington, 1994): algoritmos³⁴ que considerando la proporción de especies raras, bien en número de individuos o en su presencia en las muestras, permiten estimar el número total (teórico) de especies. Estos cálculos fueron realizados mediante el programa *EstimateS* computando cuatro estimadores distintos para cada zona de muestreo³⁵: ACE (Abundance-based Coverage Estimator: estimador de cobertura basado en abundancia de riqueza de especies), ICE (Incidence-based Coverage Estimator), Chao2 (estimador basado en el número de especies raras) y Jackknife2 (estimador de riqueza de especies, basado en incidencias) (Smith & Van Belle, 1984;

³³ Las biomazas pueden inferirse en base a la longitud corporal, pues existe una correlación entre ambos valores (Lobo, 1993). Pueden también estimarse como el producto del tamaño corporal por la suma de frecuencias relativas de cada especie. Abundancia y biomasa constituyen estimas de la “importancia energética” (Lobo & Davis, 1999; Lobo & Martín-Piera, 1999; Lobo, 2007).

³⁴ Según el Diccionario de la Lengua Española de la Real Academia: conjuntos ordenados y finitos de operaciones que permiten hallar la solución de un problema.

³⁵ De reconocida eficacia en similares muestreos (véase, por ejemplo, Lobo *et al.*, 2007a).

Chao, 1987; Chao & Lee, 1992; Chao *et al.*, 1993; Colwell, 2000). El estimador ACE utiliza, para las estimaciones, diez o menos individuos por muestra. ICE utiliza las especies encontradas en diez o menos muestras. Chao2 y Jackknife2 se basan en la presencia y ausencia para cuantificar la rareza. Un buen estimador debe cumplir: i) alcanzar o, al menos, aproximarse a la estabilidad con menos muestras de las que se requieren para que la curva acumulativa de especies se estabilice; ii) su estimación no debe diferir ampliamente de la de otros estimadores; iii) su estimación debe ser cercana a una extrapolación visual razonable de la asíntota de la curva de acumulación de especies (Toti *et al.*, 2000).

Los análisis estadísticos efectuados han sido no paramétricos³⁶ (Siegel & Castellan, 1988): tests de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis, así como el coeficiente de regresión de Spearman. Estos tres índices posibilitan corroborar si los registros en dos (Mann-Whitney) o más variables (Kruskal-Wallis, Spearman) resultan significativos según la siguiente valoración:

- Sin asterisco: no se encuentran diferencias significativas entre las muestras.
- *: se encuentran diferencias significativas entre las muestras con una probabilidad igual o mayor que el 95 %.
- **: se encuentran diferencias significativas entre las muestras con una probabilidad igual o mayor que el 99 %.
- ***: se encuentran diferencias significativas entre las muestras con una probabilidad igual o mayor que el 99,9 %.

Concretamente, el índice de Mann-Whitney compara el grado de significativa diferencia entre dos variables independientes, como son -por ejemplo- la estacionalidad (primavera u otoño) o el tipo de hábitat según la cobertura vegetal (bosque o pastizal). El índice de Kruskal-Wallis estima el grado de significativa diferencia entre múltiples muestras independientes, como son -por ejemplo- el número de ejemplares por cada trampa en relación a la altitud de muestreo. El índice de Spearman facilita dilucidar el grado de significación de las correlaciones entre, por ejemplo, medias presenciales y altitud.

³⁶ Los test no paramétricos asumen que las muestras provienen de poblaciones con diferentes modalidades de distribución.

Puntualmente se han utilizado regresiones en forma de Modelos Lineales Generalizados (Crawley, 1993) a fin de estimar la importancia de cada tipo de variable (estación, localidad y hábitat) sobre la abundancia media por trampa de cada una de las especies.

A efectos comparativos, en lo referido a la distribución de las especies colectadas en el Atlas Medio, hemos recurrido al uso de una matriz (Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) sobre los *Scarabaeoidea* coprófagos en Marruecos. Dicha matriz recopila, hasta el momento, los datos de 68 fuentes distintas: bibliográficas, presente estudio y colecciones (públicas y particulares). Recoge un total de 204 especies y 360 localidades. Por lo que se refiere a las especies registradas en nuestro muestreo, contamos con 1.329 registros, lo que supone una media de 26 localidades/especie. Con estos datos hemos cartografiado la distribución de las mismas en Marruecos. Cabe observar, sin embargo, que la mayor parte de los registros corresponden a las áreas más frecuentadas por los entomólogos (costas y cordillera del Atlas, fundamentalmente), siguiendo las principales vías de comunicación.

Para estimar la similitud faunística, tanto entre las diez localidades de colecta como con otras trece marroquíes en donde se han efectuado muestreos anuales, se aplicó el coeficiente de Bray-Curtis, probablemente el índice de similitud más empleado y con mejores prestaciones (Faith *et al.*, 1987; Clarke *et al.*, 2006), calculado sobre el logaritmo de los valores de abundancia.

Finalmente, con objeto de valorar si la similitud de los inventarios entre distintas categorías difiere significativamente (periodo de colecta y hábitat), se realizó un Análisis de Similitud ANOSIM (Clarke & Warwick, 2001). Dicha significación se calcula mediante el cómputo de un estadístico (*Global-R*) que, variando entre cero y uno, compara la variación observada con la que aparece permutando la matriz original.

Una vez determinado todo el material colectado, se depositó, debidamente conservado, en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid).

5.- RESULTADOS

5.1.- Material colectado y fiabilidad de los inventarios

En total se colectaron 124.270 ejemplares en las diez localidades de muestreo (112.806 en otoño y 11.464 en primavera: véase Anexos I-VI), pertenecientes a 15 géneros y 51 especies de las familias *Scarabaeidae*, *Geotrupidae*, *Aphodiidae* y *Trogidae* (Tabla III). El número de especies y géneros registrados se aproxima a los registrados en el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006): 57 y 11, respectivamente. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) registraron, en el Medio Atlas, 58 especies (seis más de las colectadas en nuestro muestreo) y 16 géneros. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) registró 13 géneros y 37 especies.

	Telecópridos	Paracópridos	Endocópridos	Trógididos
Nº de familias	1 (2º)	2 (1º)	1 (2º)	1 (2º)
Nº de géneros	3 (2º)	10 (1º)	1 (3º)	1 (3º)
Nº de especies	5 (3º)	25 (1º)	20 (2º)	1 (4º)
Nº de ejemplares	7.804 (3º)	10.626 (2º)	105.832 (1º)	8 (4º)
Biomasa (en gramos)	1.149,298 (1º)	316,149 (3º)	458,768 (2º)	0,180 (4º)

Tabla III. Riqueza, abundancia y biomasa general de los cuatro grupos de Escarabeidos coprófagos colectados en el presente estudio. Se indican entre paréntesis el rango en importancia para cada categoría.

Código	Localidad	Altitud	Hábitat	Sobs	ACE	ICE	Chao2	Jack2	%
1	Aguelmane-Azigza	1560	Pastizal	36	44	42	47	51	71%-86%
2	Tagounit	1780	Bosque	18	19	18	18	18	97%-100%
3	Jbel Hebri	1930	Pastizal	24	25	25	25	28	86%-96%
4	Tizi-n-tretten	1680	Pastizal	31	37	36	38	43	72%-85%
5	Tizi-n-tretten / bosque	1805	Bosque	26	34	30	33	37	70%-85%
6	Mischliffen	1926	Pastizal	26	28	28	27	31	84%-95%
7	Ain-Leuh	1777	Pastizal	34	35	36	35	37	92%-97%
8	Ain-Kahla1	1895	Pastizal	33	40	37	35	39	83%-94%
9	Ain-Kahla2	2050	Pastizal	22	23	24	23	24	91%-97%
10	Ain-Kahla / bosque	2043	Bosque	25	28	27	28	33	77%-91%

Tabla IV. Número de especies colectadas u observadas (Sobs) para cada una de las localidades muestreadas y valores de los cuatro estimadores no paramétricos utilizados. La última columna indica el porcentaje mínimo y máximo de especies colectadas sobre el total estimado por cualquiera de los anteriores métodos de extrapolación.

La estimas de riqueza muestran que entre el 70% y el 100% de la riqueza que potencialmente habita cada localidad habría sido colectada, dependiendo de la localidad

y del estimador que se utilice (Tabla IV). En promedio, se habría colectado el 85% de las especies estimadas. El incremento en el número acumulado de especies con el aumento en el número de trampas ofrece, generalmente, un aspecto asintótico (ver Figs. 5-14).

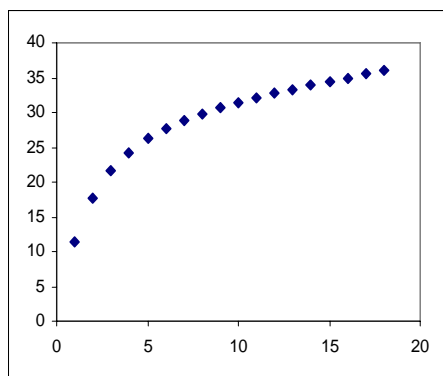


Fig. 5. *Aguelmane-Azigza (pastizal a 1.560 m.):*
71-86 %

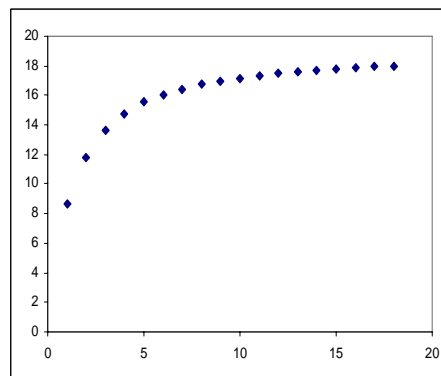


Fig. 6. *Tagounit (bosque a 1.780 m.):*
97-100 %

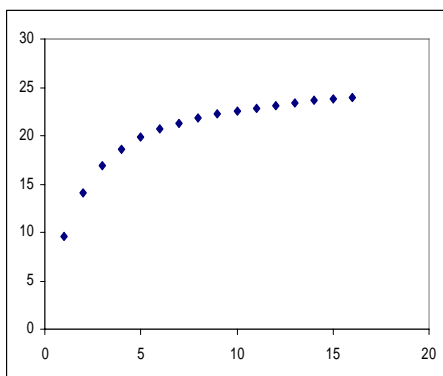


Fig. 7. *Jbel Hebri (pastizal a 1.930 m.):*
86-96 %

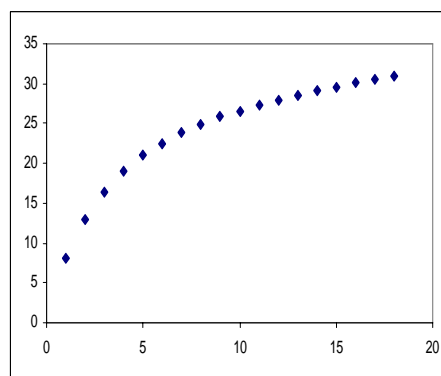


Fig. 8. *Tizi-n-tretten (pastizal a 1.680 m.):*
72-85 %

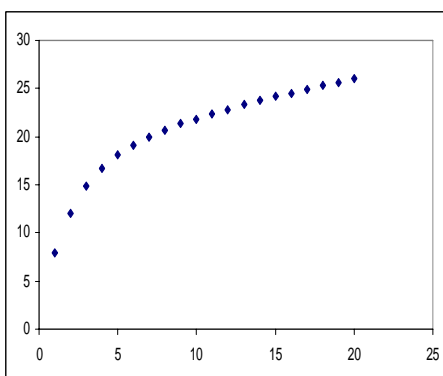


Fig. 9. *Tizi-n-tretten (bosque a 1.805 m.):*
70-85 %

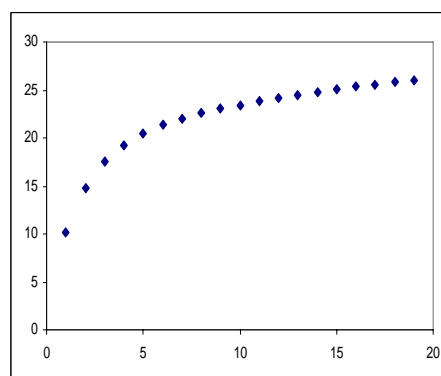


Fig. 10. *Mischliffen (pastizal a 1.926 m.):*
84-95 %

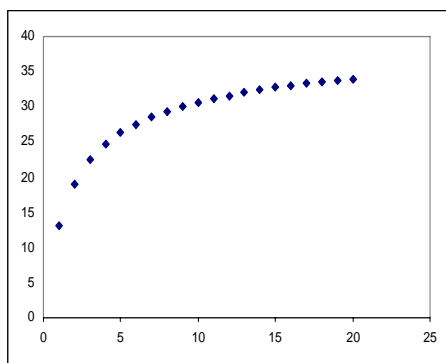


Fig. 11. Ain-Leuh (pastizal a 1.777 m.):

92-97 %

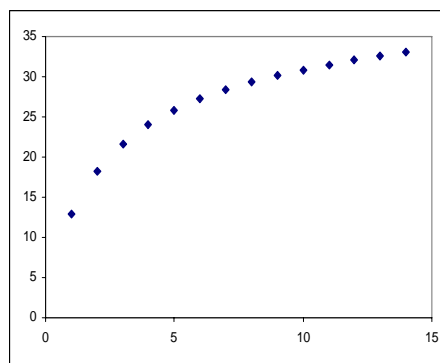


Fig. 12. Ain-Kahla 1 (pastizal a 1.895 m.):

83-94 %

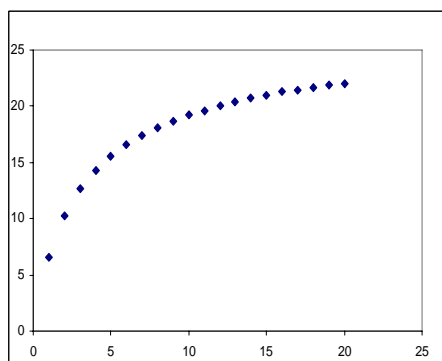


Fig. 13. Ain-Kahla 2 (pastizal a 2.050 m.):

91-97 %

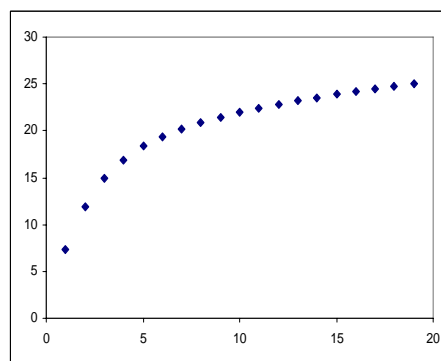


Fig. 14. Ain-Kahla (bosque a 2.043 m.):

77-91 %

Figs. 5-14. Curvas de acumulación para las diez localidades muestreadas. Para cada localidad se indica el porcentaje mínimo y máximo de especies colectadas sobre el total estimado por cualquiera de los métodos de extrapolación. En el eje de abscisas se muestran las unidades de esfuerzo de muestreo (trampas), mientras que en el de ordenadas se representa el número acumulado de especies tras realizar 100 aleatorizaciones en el orden de entrada de las trampas (ver: Colwell, 2000).

5.2.- Escarabeidos telecópridos

5.2.1.- Introducción

En el norte de África, en el Magreb, se contabilizan 20 especies de Escarabeidos telecópridos, 12 de las cuales colonizan Marruecos (un 60 %, $n = 20$)³⁷ y, únicamente, 6 el Medio Atlas³⁸ (30 %, $n = 20$). En la Península Ibérica se ha registrado una riqueza

³⁷ Nueve, según un reciente trabajo de Lumaret (2007).

³⁸ Cinco especies en nuestro muestreo y una sexta (*Scarabaeus puncticollis*), reseñada por Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) en Elhajib.

próxima a la de Marruecos: 11 especies. Todas las especies de rodadores registradas en el presente estudio son comunes a ambas faunas.

En la región de estudio se han colectado cinco especies de Escarabeidos rodadores, pertenecientes a la tribu *Scarabaeini* Latreille, 1802 (Tabla V), de tres géneros distintos: *Scarabaeus* (*Ateuchetus*) *laticollis* Linnaeus, 1767, *S.* (*Scarabaeus*) *sacer* Linnaeus, 1758, *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus, 1758), *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787) y *G. sturmi* McLeay, 1821.

	Especies	Distribución geográfica general	Presente en:	
			Marr.	P.Ib.
	<i>Scarabaeus aegyptiacus</i> Stolf, 1938	Egipto	No	No
	<i>Scarabaeus bannuensis</i> Janssens, 1940aa	Paleártica, norte de África hasta Pakistán	Si	No
	<i>Scarabaeus cicatricosus</i> Lucas, 1846	Íbero-norteafricana.	Si	Si
	<i>Scarabaeus cristatus</i> Fabricius, 1775	Paleártica y Afrotropical llegando hasta Afganistán y Chad o Eritrea	Si	No
X	<i>Scarabaeus laticollis</i> Linnaeus, 1767	Mediterránea occidental y norteafricana	Si	Si
	<i>Scarabaeus multidentatum</i> Klug, 1845	Norteafricana hasta Siria	No	No
	<i>Scarabaeus puncticollis</i> Latreille, 1819	Norteafricana y circummediterránea, alcanzando Asia menor y Armenia	Si	Si
	<i>Scarabaeus ritchiei</i> McLeay, 1821	Libia y Túnez	No	No
X	<i>Scarabaeus sacer</i> Linnaeus, 1758	Paleártica hasta Liberia y Afrotropical en Sudan y Eritrea	Si	Si
	<i>Scarabaeus semipunctatus</i> Fabricius, 1792	Circummediterránea	Si	Si
	<i>Scarabaeus sennaariensis</i> Laporte de Castelnau, 1840	Afrotropical, presente en Egipto	No	No
	<i>Scarabaeus transcaspicus</i> Stolf, 1938	Paleártica desde Libia a Afganistán	No	No
	<i>Scarabaeus variolosus</i> Fabricius, 1792	Circummediterránea	Si	No
X	<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787)	Paleártica desde África del norte hasta Afganistán	Si	Si
X	<i>Gymnopleurus sturmi</i> McLeay, 1821	Circummediterránea	Si	Si
	<i>Gymnopleurus mopsus</i> (Pallas, 1781)	Paleártica desde África del Norte hasta Mongolia	Si	Si
	<i>Gymnopleurus aeruginosus</i> Harold, 1867	Afrotropical (Egipto, Libia y Sudán)	No	No
	<i>Gymnopleurus geoffroyi</i> Fuessly, 1775	Europa central y del este hasta Irán (Egipto, Argelia y Túnez)	No	No
	<i>Gymnopleurus puncticollis</i> Gillet, 1909	Afrotropical (Egipto, Libia, Sudán, Níger, Nigeria y Senegal)	No	No
X	<i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica, desde el sur de Europa y el norte de África hasta Mongolia y Corea	Si	Si

Tabla V. Especies de Escarabeidos telecópridos que habitan el norte de África, distribución general de las mismas y presencia en Marruecos (Marr.) y en la Península Ibérica (P.Ib.). Se marcan (X) las especies registradas en el presente estudio. Datos elaborados a partir de Hanski & Cambefort (1991a) y de Schoolmeesters (2005).

Es el primer grupo en lo que se refiere a biomasa, con 1.149,298 gramos de peso seco (Tabla III). El segundo en riqueza familiar y genérica, el tercero en específica (5 especies). Por lo que se refiere a abundancia, es el tercer grupo: con 7.804 individuos.

5.2.2.- Preferencias ambientales, estacionales y altitudinales

- **5.2.2.1.-** *Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis* Linnaeus, 1767: 173,00 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico de restringida distribución circummediterránea, encontrándose tanto en la ribera norteafricana (Marruecos y Argelia) como en la europea (Península Ibérica, Francia e Italia), así como en algunas ínsulas (Islas Baleares, Cerdeña, Córcega y Sicilia) (Seabra, 1907; Ladeiro, 1950; Strassen, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982; Lumaret, 1990; Martín-Piera y Lobo, 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Schoolmeesters, 2005; Agoglitta *et al.*, 2006). En la Península Ibérica su presencia es más frecuente en el área mediterránea (Martín-Piera y López-Colón, 2000), si bien hace décadas estaba más extendida (Asso del Río, 1784; Champio, 1904; Navas, 1904; De la Fuente, 1926; Báguena, 1967). Aunque históricamente citado de las Islas Baleares (Cardona, 1872; Moragues de Manzanos, 1889; Tenenbaum, 1915; Español, 1943 y 1949; Compte, 1966; Báguena, 1967), parece haberse hallarse en franca regresión (Lobo y Martín-Piera, 1993). Kocher (1958) y Baraud (1985), al igual que otros autores (Dewhurst, 1979; Belaziz, 1995; Benslimane, 1995) señalan que se distribuye por todo Marruecos, siendo más frecuente en zonas montañosas según Tauzin (1990); si bien alcanza las regiones saharianas (Chavanon & Bourrada, 1996).

Hemos registrado esta especie preferentemente en otoño (91,59 % de los efectivos, n = 6.312 ejemplares), siendo su representación en primavera considerablemente menor (Fig.16). Si bien, durante el otoño no registramos su presencia en el pastizal de Aguelmane-Azigza (1.560 metros) ni en el bosque de Ain-Kahla (2.043 metros). Estos dos picos demográficos coinciden con los señalados por Fatima (1995) para el Medio Atlas, así como por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España). Sin embargo, en la misma cordillera (región de Ifran) su fenología es más otoño-primaveral (Mohammed, 1995), encontrándose incluso durante el invierno. Janati-Idrissi *et al.* (1999) destacan su fenología primaveral en el Medio Atlas. Janati-Idrissi (2000), sin embargo, registra la

especie durante todo el año: con un máximo demográfico invierno-primaveral y otro, menor, otoñal. La misma fenología detectada en nuestro muestreo, es indicada por Paulian & Baraud (1982), así como por Lumaret (1990) y Lumaret & Kirk (1987) para Francia. Por lo que se refiere a la Península Ibérica, por el contrario, es un elemento primavera-estival con puntuales registros a comienzos del otoño (Galante, 1979; Salgado y Delgado, 1982; Martín-Piera y López-Colón, 2000). El segundo pico demográfico, en otoño, vendría determinado por la época de lluvias: como indican Lumaret & Kirk (1987). Se trata de una especie bivoltina, con una generación en primavera y otra en otoño (Lumaret, 1978; Lumaret & Kirk, 1987). Según la literatura, se trata de una especie que vuela y recoloca el excremento en las horas centrales del día (Ávila y Pascual, 1988b; Lumaret, 1990), datos que concuerdan con nuestras observaciones.

Por lo que se refiere al tipo de hábitat, en nuestro estudio también observamos una marcada preferencia por los medios abiertos (Tabla VI). Así, en las estaciones de pastizal colectamos el 93,19 % de los efectivos ($n = 6.312$); siendo su presencia en áreas boscosas considerablemente menor. Igualmente, tanto en la Península Ibérica (Ávila y Pascual, 1988a; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007) como en Francia (Lumaret & Kirk, 1987) se decanta por los hábitats expuestos o semiexpuestos. Al igual que ocurría con la especie siguiente, parece mostrar una preferencia por el excremento ovino (Lumaret, 1990): hecho que, muy posiblemente, podría influir en su mayor presencia registrada en zonas de pastizal. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, indican la preferencia por el excremento ovino. Sin embargo, las preferencias tróficas pueden variar en función de la disponibilidad del recurso: así, en Salamanca, Galante (1979) señala una mayor abundancia en los de equino, hecho corroborado por nosotros en Soria (13/07/1996: *observaciones personales*); en Albacete (Ruano *et al.*, 1988) y en Ceuta (Ruiz, 1995) ha sido encontrado en ambos.

Altitudinalmente (Fig. 15) hemos recolectado este elemento en todas las estaciones, entre los 1.560 (pastizal Aguelmane-Azigza) y los 2.050 metros de altitud (pastizal de Ain-Kahla). La mayor abundancia la registramos entre las cotas de los 1.777 y los 1.930 metros, con un 92,78 % de los efectivos ($n = 6.312$). El resto de las especies parecen preferir las localidades de menor altitud muestreadas, ya que existen correlaciones negativas significativas entre la abundancia media por trampa y la altitud de las localidades. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, lo colectaron entre los 571 y los 919 metros. Janati-Idrissi (2000), por su parte, lo reseña entre los 571 y los

1.750 metros en el Medio Atlas. Asimismo, Tauzin (1990) reseña su abundancia en el Medio Atlas. Para el conjunto de Marruecos, Baraud (1985) lo señala de todas las altitudes, excepto de las regiones saharianas, alcanzando los 2.650 metros en el Alto Atlas (Oukaïmeden). Si bien presente en cotas de menor altitud, en el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006): entre los 142 y los 940 metros. Por el contrario, en la Península Ibérica (Martín-Piera y López-Colón, 2000) se distribuiría entre áreas litorales y los 1.600 metros, siendo la cota de los 1.300 un factor limitante: un 70 % de los registros se localiza entre los 0 y los 1.000 m. En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) no es muy abundante, posiblemente por tratarse de una zona litoral: siendo relevado por *Scarabaeus cicatricosus*. Así, en Córcega es abundante en la región montañosa y en el interior de Francia ha sido registrado hasta los 1.200 metros (Paulian & Baraud, 1982).

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco (Tabla VI) de las colectas de *Scarabaeus laticollis* (1.091,98 gramos) supone un 95,02 % de la biomasa total de los telecópridos (1.149,298 grs.). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 56,75 % del peso seco total. Se trata de la primera especie, según esta variable, tanto entre los telecópridos como entre el conjunto total de las especies colectadas (n = 51).

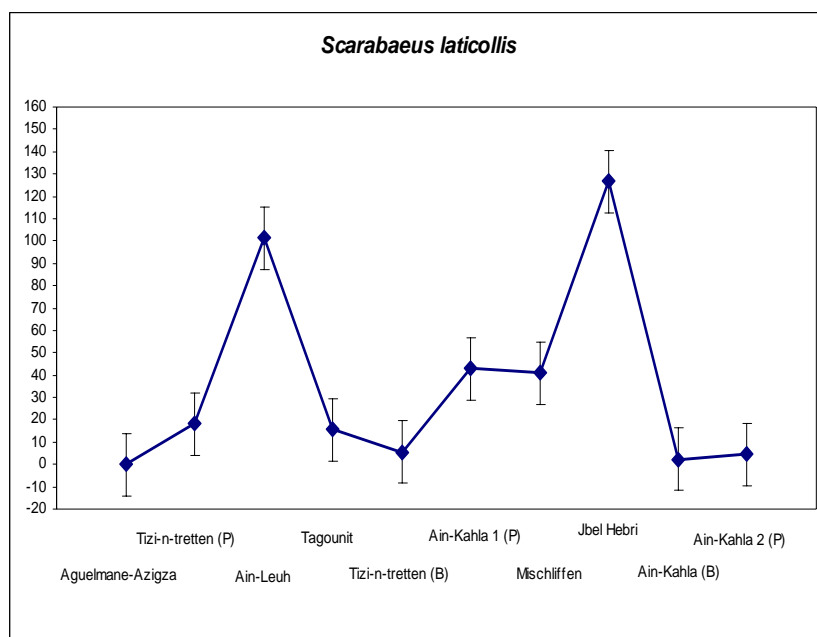


Fig. 15. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Scarabaeus laticollis* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Altitud	Hábitat	<i>Scarabaeus sacer</i>	<i>Scarabaeus laticollis</i>	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	<i>Gymnopleurus sturmi</i>	<i>Sisyphus schaefferi</i>
1.560	P	3.251,50	173,00	77,42	1.020,00	928,00
1.680	P		56.398,00	697,78	85,00	87,00
1.777	P	4.552,10	350.498,00	1.316,14	935,00	3.509,00
1.780	B		48.094,00			18.850,00
1.805	B		19.203,00			11.426,00
1.895	P		103.627,00	77,42	340,00	3.103,00
1.926	P		141.168,00	154,84	255,00	1.566,00
1.930	P	2.601,20	350.498,00	851,62	85,00	203,00
2.043	B		7.093,00		510,00	348,00
2.050	P		15.224,00			493,00

Tabla VI. Biomاسas (en mgrs.) del total de efectivos para las 5 especies de telecópidos registradas, según cotas altitudinales y tipo de hábitat (P: pastizal; B: bosque).

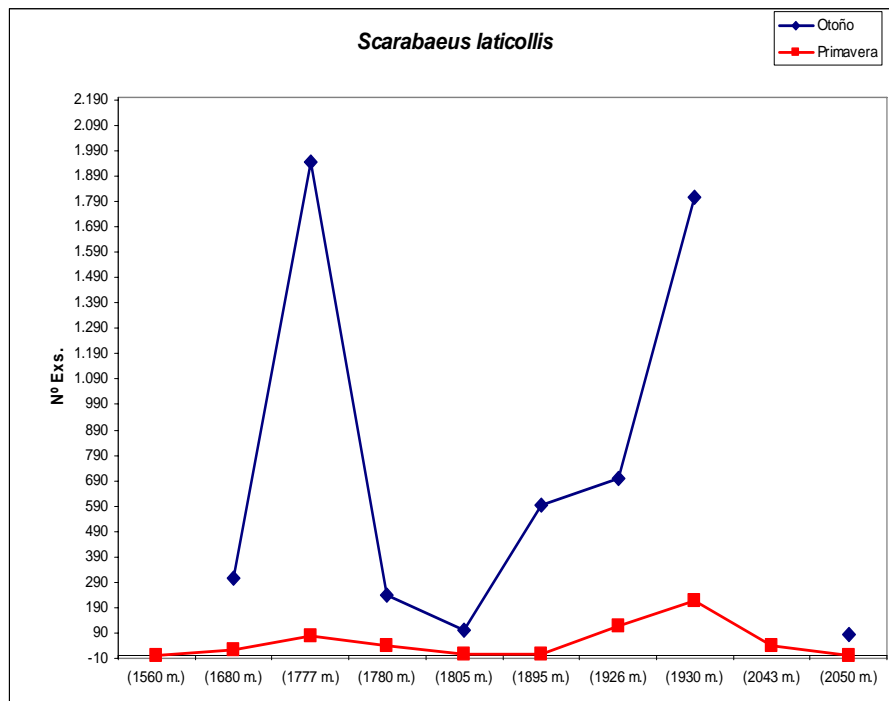


Fig. 16. Número de ejemplares de *Scarabaeus laticollis* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Según nuestra recopilación de datos (35 registros³⁹ en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se encontraría entre los 35,89 y los 29,13 N, y entre los 2,02 y los 10,4 W. Se distribuye por todo el país (Fig.17), conforme señalan varios autores (Kocher, 1958; Baraud, 1985), siendo más frecuente en áreas montañosas (Tauzin, 1990) que en bajas o litorales (Ruiz, 1995). De hecho, en un muestreo puntual que realizamos en las dunas de Martil (costa mediterránea marroquí), a la vuelta de la campaña primaveral, no registramos *Scarabaeus laticollis*, pero si gran número de *Scarabaeus cicatricosus*: sucesión que concuerda con la señalada por Ruiz (1995) para áreas litorales (región de Ceuta).

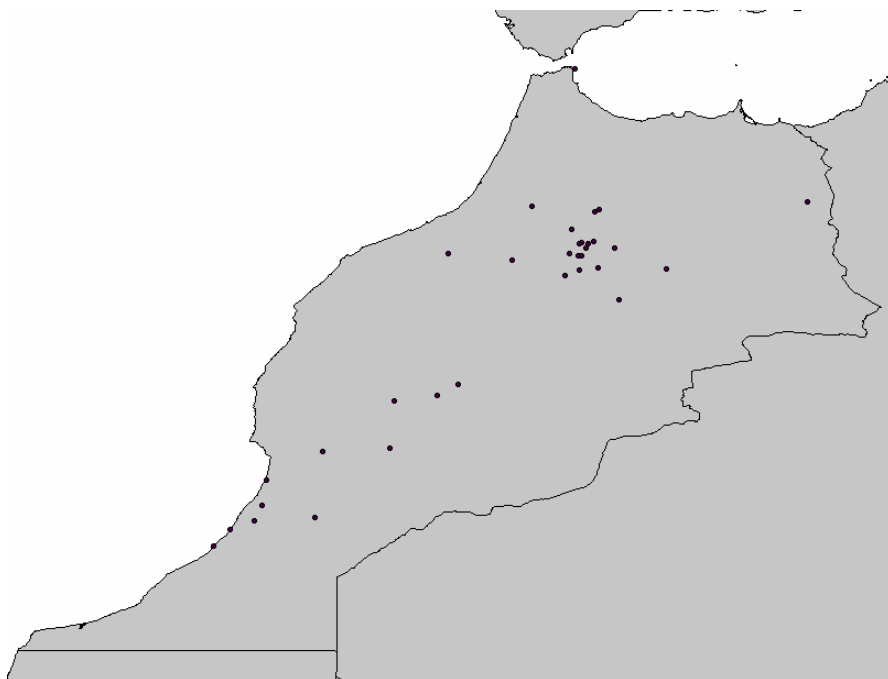


Fig. 17. Distribución de *Scarabaeus laticollis* en Marruecos.

- **5.2.2.2.-** *Scarabaeus (Scarabaeus) sacer* Linnaeus, 1758: 650,30 mgrs. de peso seco.

Especie con una amplia corología paleártica y afrotropical (Seabra, 1907; Arrow, 1931; Janssens, 1940a; Ladeiro, 1950; Balthasar, 1963; Miedviedev, 1965; Strassen, 1967; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992; Martín-Piera y Lobo, 1992; Lobo y Martín-Piera, 1993; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Schoolmeesters, 2005; Agoglitta *et al.*, 2006). Por lo que se refiere a la región paleártica, se encuentra presente

³⁹ En adelante, cuando se referencie esta matriz de datos (Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), por cita, referencia, dato o registro debe entenderse localidad. Varias localidades, registradas en la mencionada matriz, han sido referenciadas por distintos autores.

en todo el área ponto-mediterránea-turánica (Península Ibérica, Francia, Baleares, Sicilia, Córcega, Cerdeña, Chipre, Hungría, Albania, Bulgaria, Grecia, Turquía); Próximo (Siria, Palestina, Israel, Irán, Irak), Medio (Turkestán, Afganistán, India, sur de Rusia) y Lejano Oriente (Corea); así como en el norte de África (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto). En la región afrotropical se distribuye por Mauritania, Sudán y Eritrea. Relativamente común en el Magreb (Mateu, 1950; Baraud, 1985). En la Península Ibérica y Baleares, a pesar de lo expresado por Báguena (1967) y Baraud (1992), parece hallarse en regresión (Lobo y Martín-Piera, 1993; Romero-Samper y Lobo, 2006); siendo muy escasos sus registros en latitudes septentrionales (Salgado y Delgado, 1982). En las Baleares, según Martín-Piera y Lobo (1992) se trataría de una especie en franca regresión, acaso extinguida.

En nuestro muestreo (Fig.19), hemos registrado la especie tanto en otoño (56,25 % sobre $n = 16$ individuos) como en primavera (43,75 %). Este esporádico elemento muestra una escasa abundancia, comparada -al menos- con la de la especie anteriormente tratada (*Scarabaeus laticollis*), que parece confirmar la regresión más arriba comentada. En Fes-Saïs (Medio Atlas), Fatima (1995) sólo lo registra en primavera. También Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) destacan su fenología primaveral en el Medio Atlas. En la Península Ibérica su fenología es primavero-estival (Ruano *et al.*, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Cartagena y Viñolas, 2004); certificándose aislados registros en otoño (Martín-Piera y Lobo, 1992) e invierno (Rodríguez-Romo *et al.*, 1988), pero presentando su máximo poblacional entre abril y junio. Los datos fenológicos obtenidos parecen indicar que se trata de una especie univoltina. Los imagos emergerían en primavera y subsistirían hasta el otoño, favoreciéndose de la perpetuidad de los pastizales montanos. *Scarabaeus sacer* presenta un ritmo de actividad esencialmente crepuscular y nocturno (Martín-Piera y López-Colón, 2000), tal como hemos confirmado en el Medio Atlas.

En cuanto a preferencias ambientales, muestra una marcada preferencia por los medios abiertos, no habiéndose registrado ningún ejemplar en estaciones forestales. Algo lógico si atendemos a las observaciones de Heymons & Lengerken (1929), quienes señalan la predilección de *Scarabaeus sacer* por el excremento ovino a la hora de nidificar: precisamente el ganado predominante en los pastizales del Medio Atlas. En esta zona, Janati-Idrissi *et al.* (1999) indican la preferencia por el excremento ovino. Si bien, otros autores, en otras zonas, indican una preferencia por los cagajones de equino

(Ruano *et al.*, 1988: en Albacete), cuando no observan predilección alguna entre el estiércol de herbívoros domésticos (Halffter & Matthews, 1966; Martín-Piera y Lobo, 2000). También para el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) señalan su preferencia por medios abiertos. Así como Lobo (2007) para la Península Ibérica.

Altitudinalmente (Fig.18), hemos recolectado este elemento en tres estaciones, entre los 1.560 y los 1.930 metros. En la cota superior donde ha sido registrado (pastizal de Jbel Hebri), el número de ejemplares muestreados coincide en otoño y primavera. A 1.777 metros (pastizal en cedral de de Ain-Leuh), sólo registramos la especie en octubre. Finalmente, a menor altitud (pastizal de Aguelmane-Azigza, 1.560 metros) únicamente se registró *Scarabaeus sacer* durante la primavera. El escaso número de ejemplares registrados en primavera (7) y otoño (9), sugiere que la altitud de la zona de estudio (1.560-2.050 metros) constituye un factor limitante para la distribución de esta especie. Así, Baraud (1985), en el Gran Atlas, lo señala de los 1.800 metros, indicando que es más común en zonas llanas que en montañosas. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo registran, en el Medio Atlas, entre los 287 y los 919 metros. En la misma zona de estudio, Janati-Idrissi (2000) lo registra entre los 287 y los 1.100 metros. Tauzin (1990), por su parte, lo señala como abundante en zonas litorales (Melilla y Saïdia). Al igual que Haloti *et al.* (2006) en el Marruecos noroccidental. En la Península Ibérica coloniza desde cotas litorales, como en Doñana (Martín-Piera y Lobo, 2000), pasando por cotas medias, en Albacete ha sido registrado entre los 500 y los 940 (Ruano *et al.*, 1988), hasta los 1.000 metros de altitud en El Bierzo (Salgado y Delgado, 1982).

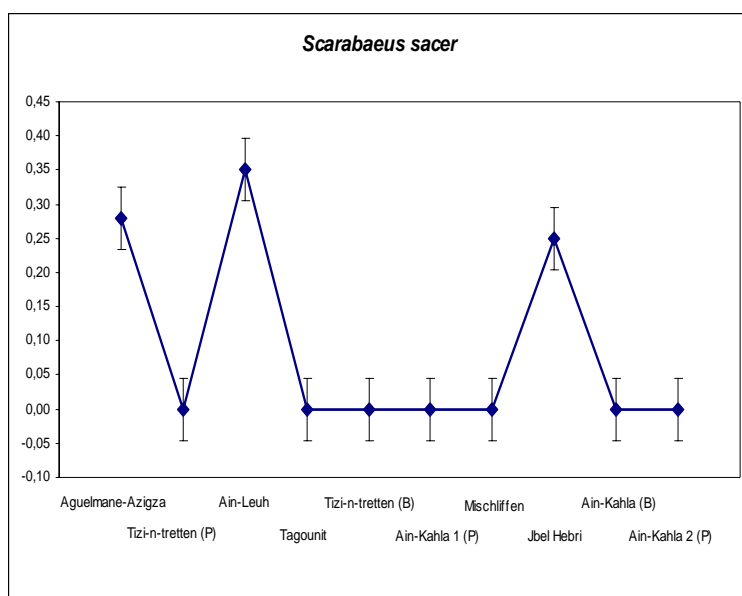


Fig. 18. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Scarabaeus sacer* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

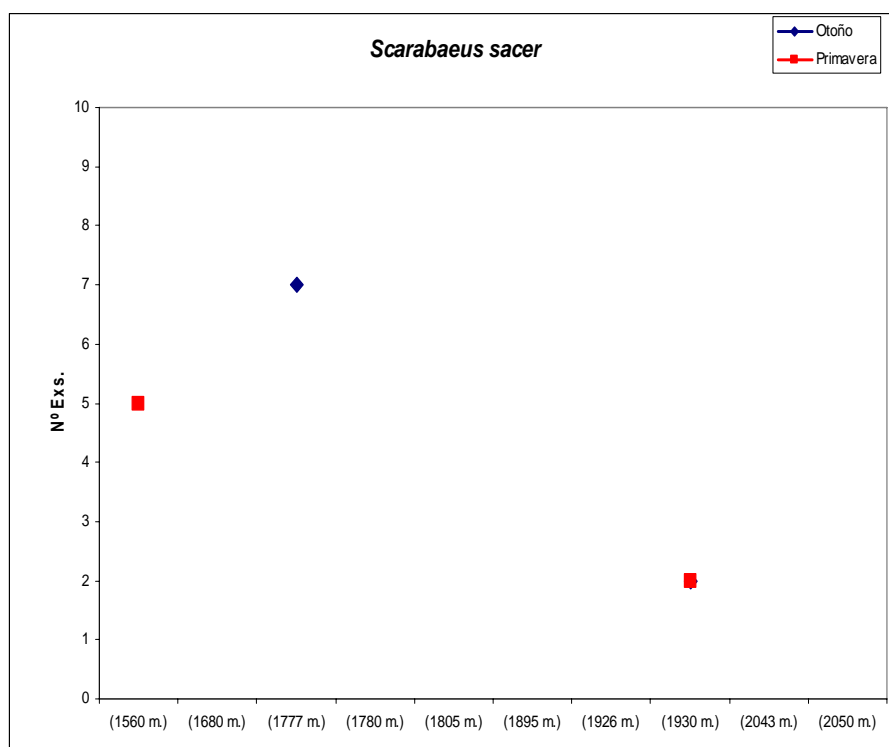


Fig. 19. Número de ejemplares de *Scarabaeus sacer* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Por lo que se refiere al peso seco (Tabla VI) conjunto (primavera y otoño), las colectas de *Scarabaeus sacer* (10,405 gramos) suponen un 0,905 % de la biomasa total de los telecópridos (1.149,298 grs.). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,54 % del peso seco total. Circunscribiéndonos a los telecópridos, sería el tercero en importancia en cuanto a biomasa corresponde; la decimoséptima en relevancia, respecto al total (n = 51), según esta variable.

Los datos recopilados (19 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Scarabaeus sacer* se distribuye: en una latitud comprendida entre los 30,08 y los 35,13 N; longitudinalmente entre los 1,19 y los 9,67 W. Es decir, se encontraría ampliamente distribuido (Baraud, 1985) por todo el país (Fig.20): entre la costa mediterránea y las regiones presaharianas; entre Oujda, hacia el este, y la costa atlántica. Conforme a lo expresado por varios autores (Kocher, 1958; Aguesse & Bigot, 1979; Dewhurst, 1979; Baraud, 1985; Kadiri, 1989; Tauzin, 1990; Belaziz, 1995).

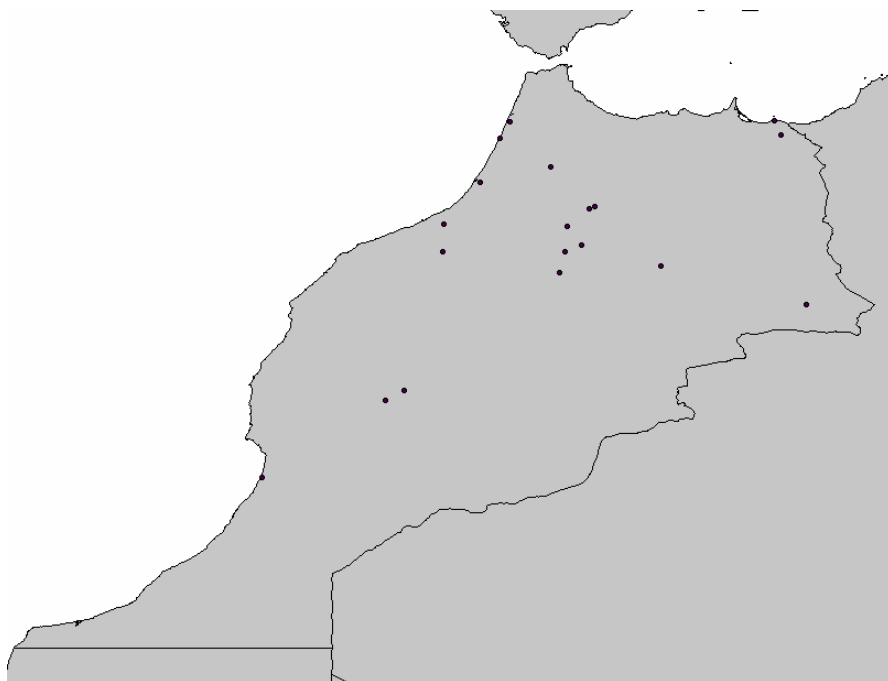


Fig. 20. Distribución de *Scarabaeus sacer* en Marruecos.

- **5.2.2.3.-** *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus, 1758): 29 mgrs. de peso seco.

Su exclusiva distribución paleártica resulta amplia en extremo (Schoolmeesters, 2005): Europa, Asia y el norte de África. Concretamente, según Martín-Piera y López-Colón (2000), en el área paleártica indo-europea: desde el Asia Menor, Armenia, Irán, Irak, Cáucaso, Transcaucasia, Dmanski (Ussuri) y Mongolia hasta el sur de Siberia, China (antigua Manchuria) y Corea, toda la Europa continental hasta la mediterránea (Balthasar, 1963; Stebnicka, 1980; Baraud, 1992). Presente también en Córcega (Paulian & Baraud, 1982) y Sicilia (Agoglitta, 2006). En el Magreb se encuentra presente en Marruecos, Argelia y Túnez (Baraud, 1985), aunque no fuese reseñada en el catálogo de Mateu (1950). Relativamente frecuente en la Península Ibérica (Seabra, 1907; Ladeiro, 1950; Báguena, 1967; Martín-Piera *et al.*, 1992), aunque no en todas las regiones (Bahillo de la Puebla, 1990).

En el área de estudio, hemos registrado un 62,85 % de los efectivos ($n = 1.397$ individuos) en octubre y un 37,15 % en mayo (Fig.22). Cabe señalar, no obstante, que Janati-Idrissi (2000) únicamente lo registra, en el Medio Atlas, en primavera. En la región de Ceuta, Ruiz (1995) lo colectó entre abril y octubre, con dos máximos poblacionales: uno en primavera y otro en otoño. Fenología coincidente con la señalada por varios autores tanto para la Península Ibérica (Galante, 1979; Ruano *et al.*, 1988; Galante

y Rodríguez-Menéndez, 1989; Bahillo de la Puebla, 1990) como para Francia (Paulian, 1959; Lumaret, 1978; Paulian & Baraud, 1982). Sin embargo, en opinión de Martín-Piera y López-Colón (2000) su fenología sería eminentemente primaveral, con ocasionales capturas hasta noviembre. Los datos sobre su ciclo biológico (Paulian & Lumaret, 1975; Lumaret, 1978 y 1990), junto con los fenológicos, apuntan que se trata de una especie bivoltina, cuyos niveles poblacionales no son muy disimilares, en nuestro estudio y en ambos periodos de colecta, alcanzando el máximo poblacional en la cota de los 1.780 metros. En la región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) sólo registra esta especie en primavera. En la Península Ibérica (Martín-Piera y López-Colón, 2000), sin embargo, parece comportarse como univoltina: localizándose los imagos entre mayo y julio, resultan ocasionales las capturas entre agosto y noviembre.

Respecto al hábitat, muestra una clara predilección por los medios cerrados en detrimento de los abiertos. Hemos registrado un 75,59 % de los efectivos ($n = 1.397$) en estaciones boscosas, frente a un 24,41 % en pratenses. *Sisyphus schaefferi* domina en las localidades boscosas situadas a mediana altitud (alrededor de los 1.800 metros). Datos que concuerdan con los signados por Janati-Idrissi *et al.* (1999). En la Península Ibérica (Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007) y Francia (Paulian & Baraud, 1982; Lumaret & Kirk, 1987) se decanta, en cambio, por medios abiertos o áreas de matorral, encontrándose excepcionalmente en bosques umbrófilos caducifolios (Martín-Piera *et al.*, 1992). Son varios los autores (Lumaret, 1978 y 1990; Zunino, 1982; Ávila y Pascual, 1988b) que señalan la preferencia de *Sisyphus schaefferi* por medios abiertos y áridos. Conforme hemos corroborado en el área de estudio, esta especie muestra una actividad diurna (Martín-Piera *et al.*, 1994).

Altitudinalmente (Fig. 21) registramos esta especie en todas las cotas muestreadas, si bien el máximo de individuos se dataron entre los 1.777 (pastizal de Ain-Leuh) y los 1.926 metros (Mischliffen): 1.326 ejemplares, un 94,92 % de los efectivos ($n = 1.397$). Baraud (1985) lo señala, en Marruecos, fundamentalmente de la montaña, hasta los 2.500 metros en el Atlas, citando a Kocher. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo citan, en el Medio Atlas, en torno a la cota de los 1.600 metros. Y Janati-Idrissi (2000), en la misma cordillera, entre los 1.664 y los 1.750 metros. En la Península Ibérica las poblaciones más abundantes se ubican entre los 1.200 y los 1.700 metros de altitud, si bien puede localizarse desde el litoral hasta más de los 3.000 metros en Sierra Nevada (Martín-

Piera y López-Colón, 2000). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 100 hasta los 1.450 metros (Pittioni, 1940; Zacharieva, 1965b; Lobo *et al.*, 2007b).

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y verano), el peso seco (Tabla VI) de las colectas de *Sisyphus schaefferi* (40,513 gramos) supone un 3,56 % de la biomasa total de los telecópridos (1.149,298 grs.). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 2,105 % del peso seco total.

Si bien presenta abundancias medias similares con *Scarabaeus laticollis*, entre ambos periodos de colecta, así como una cierta estacionalidad otoñal (Fig.22), son reseñables ciertas marcadas diferencias. En general, el número de ejemplares de *Scarabaeus laticollis* es, tanto en otoño como en primavera, superior al de *Sisyphus schaefferi*. Tres zonas constituyen la excepción en la que la tendencia se invierte: pastizal de Aguelmane-Azigza (1.560 metros), bosque de Tagounit (1.780 metros), bosque de Tizi-tretten (1.805 metros). De las diez zonas muestreadas, precisamente dos de estas corresponden a medios exclusivamente boscosos, en tanto la primera es un hábitat de transición. En el resto de las localidades, la biomasa y abundancia de *Scarabaeus laticollis* son siempre superiores a las de *Sisyphus schaefferi*. Estos datos confirman que *Sisyphus schaefferi* muestra una preferencia por los medios forestales, particularmente durante la primavera, en tanto que *Scarabaeus laticollis* estaría más ligado a medios abiertos: pastizales, predesiertos y vegetación cespitosa. Tanto diferencias climáticas como tróficas podrían explicar las desiguales preferencias de ambas especies entre ambos tipos de hábitat, ya que si los pastizales son pastoreados con frecuencia por rebaños ovinos acompañados de équidos, en los cerrados bosques de cedros el único recurso trófico posible es el de la fauna silvestre, entre ellos los macacos de Berbería (*Macaca sylvanus*) y los jabalíes (*Sus scrofa*).

Según nuestra matriz de citas (24 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos este elemento se encontraría entre los 35,89 y los 30,33 N, y entre los 2,42 y los 9,58 W. Esta distribución abarcaría prácticamente todo el país (Fig.23), exceptuando las regiones desérticas saharianas, confirmando lo expresado por Janati-Idrissi (2000).

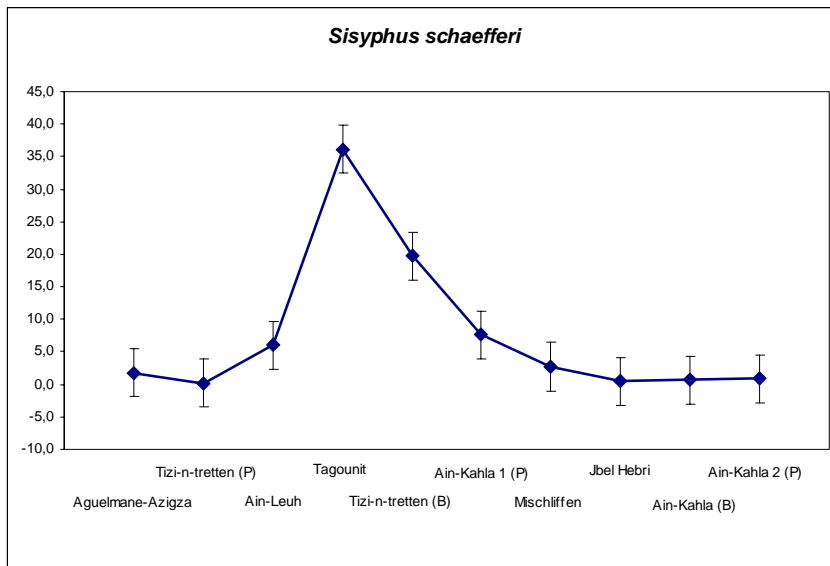


Fig. 21. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Sisyphus schaefferi* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

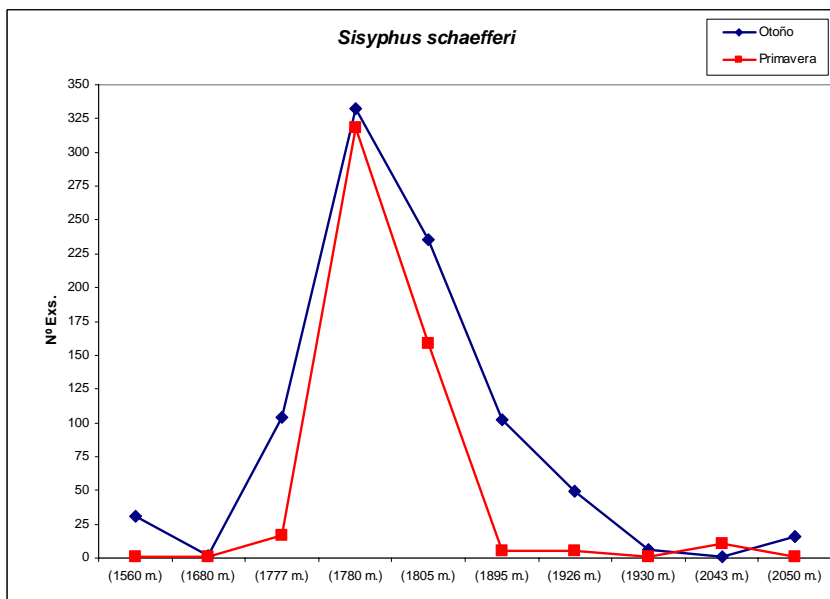


Fig. 22. Número de ejemplares de *Sisyphus schaefferi* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

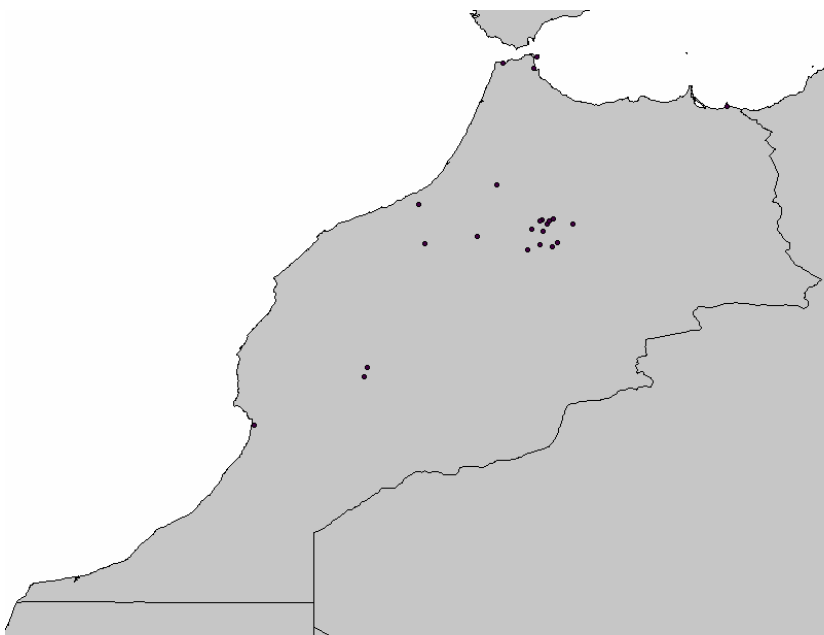


Fig. 23. Distribución de *Sisyphus schaefferi* en Marruecos.

- **5.2.2.4.- *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787):** 77,42 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico distribuido por el sur de Europa (Península Ibérica, Francia e Italia) y norte de África (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia y Egipto), expandiéndose por Palestina, Siria, Irán, Afganistán, Turkestán, Armenia, Cachemira, hasta el Cáucaso y sur de Rusia (Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992; Schoolmeesters, 2005). Más frecuente en las zonas mediterráneas que en las atlánticas de la Península Ibérica (Báguena, 1967; Kirk & Ridsdill-Smith, 1986; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003). También es frecuente en Marruecos (Kocher, 1958; Dewhurst, 1979-80; Kadiri, 1989; Baraud, 1985; Tauzin, 1990; Belaziz, 1985; Benslimane, 1995).

En nuestro estudio únicamente hemos registrado esta especie durante el muestreo de primavera (Fig.25). Fatima (1995), en la región de Fez-Saïs (Medio Atlas), lo colectó entre febrero y agosto, con un máximo demográfico primaveral. Por su parte, Mohammed (1995), también en la misma cordillera (región de Ifran), lo registró entre diciembre y julio, señalando su mayor presencia en mayo. Janati-Idrissi (2000), por su parte, reseña una fenología eminentemente invierno-primaveral; si bien hay que apuntar que las estaciones muestreadas por este autor son, en general, de inferior cota que las del presente estudio. En la región de Ceuta (Ruiz, 1995), aun siendo escasa, se presenta en primavera. En la Península Ibérica, la fenología de esta especie univoltina es primavera-estival, presentando el máximo demográfico entre mayo y julio (Martín-Piera y López-Colón, 2000). Sin embargo, en Iberia, dicha estacionalidad es sumamente variable según las regiones (Galante, 1979; Lobo, 1982; Salgado, 1983; Ávila y Pascual, 1988a; Rodríguez-Romo *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988), llegando a extenderse de febrero a noviembre. En Francia (Paulian & Baraud, 1982) se presenta durante la primavera y comienzos del verano.

Respecto al tipo de hábitat, únicamente lo colectamos en pastizales. Coincidiendo con lo observado por Ruiz (1995) en Ceuta (España), o lo señalado por Martín-Piera y López-Colón (2000) y Lobo (2007) en la Península Ibérica, o por Paulian & Baraud (1982) en Francia (véase también: Lumaret & Kirk, 1987). Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, lo registran tanto en medios abiertos como en cerrados. Errouisi *et al.* (2004) lo reseñan de pastizales al sur de Fez, a 571 metros de altitud. En

el Marruecos oriental, Kadiri (1989) lo colectó en un medio abierto (Nador) y en otro cerrado (Ain-Kerma).

En relación a su distribución altitudinal (Fig. 24), colectamos *Gymnopleurus flagellatus* entre el pastizal de Aguelmane-Azigza (1.560 metros) y el de Jbel Hebri (1.930 m.). En ese intervalo sólo está ausente en las dos estaciones boscosas: Tagounit (1.780 m.) y Tizi-n-tretten (1.805 m.). En Marruecos, Kocher (1958) señala los 2.000 metros como límite en su repartición vertical. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, lo recolectó entre los 287 y los 1.664 metros. Y en la misma área, Janati-Idrissi (2000) lo registra entre la cota de los 287 y los 1.750 metros. Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, lo registró entre los 110 y los 960 metros de altitud. Y Haloti *et al.* (2006), en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros. En la Península Ibérica se distribuye desde el nivel del mar hasta los 2.500 metros (Ávila y Pascual 1988a; Ávila *et al.*, 1989); siendo la cota de los 1.400 m. un factor limitante (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

El peso seco en conjunto (primavera y verano: Tabla VI) de nuestras colectas (3,17 gramos) supone un 0,276 % de la biomasa total de los telecópridos (1.149,298 grs.). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,165 % del peso seco total. *Gymnopleurus flagellatus* es el rodador menos representativo en peso seco.

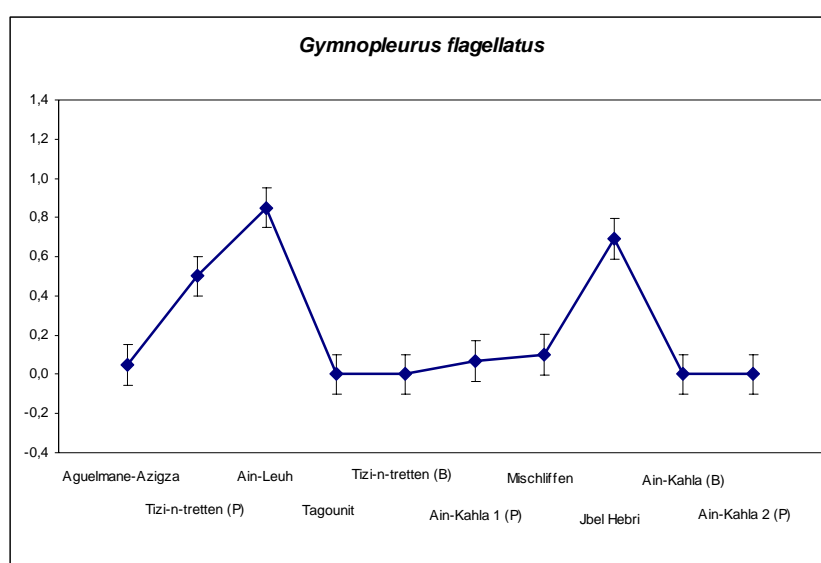


Fig. 24. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Gymnopleurus flagellatus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

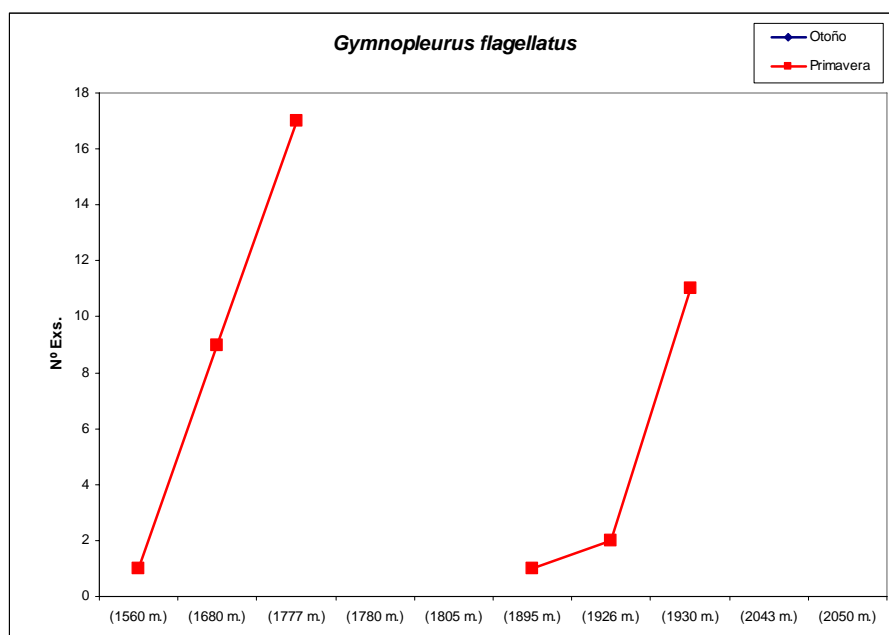


Fig. 25. Número de ejemplares de *Gymnopleurus flagellatus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Según nuestra recopilación de citas (37 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos este elemento se encontraría entre los 35,89 y los 31,63 N, y entre los 1,91 y los 8 W (Fig.26). Se distribuiría prácticamente por todo el país, alcanzando la costa atlántica y exceptuando las áreas desérticas saharianas. Según Kocher (1958) habitaría todo el país, excepto el Sahara.

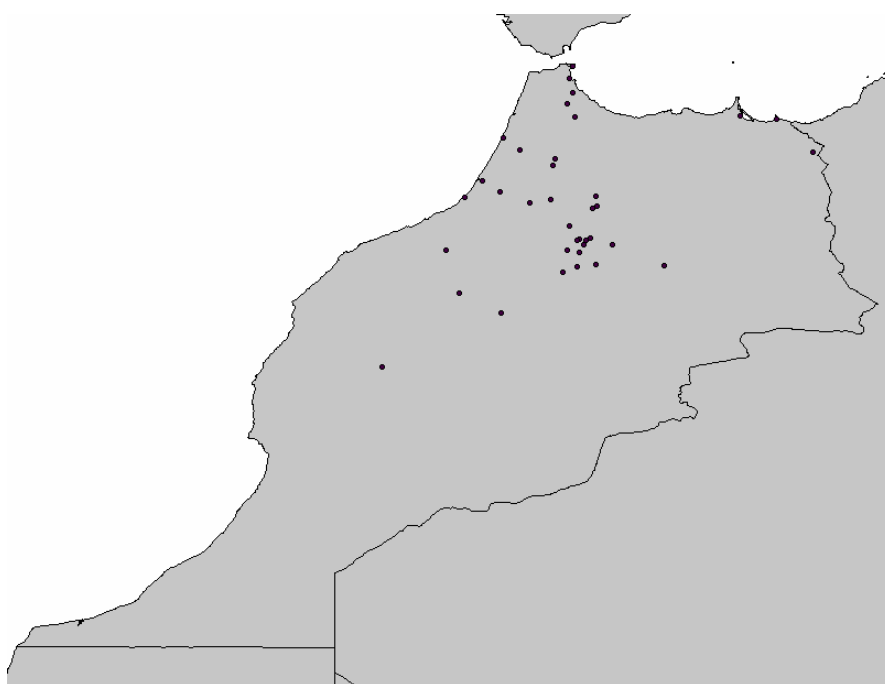


Fig. 26. Distribución de *Gymnopleurus flagellatus* en Marruecos.

- **5.2.2.5.- *Gymnopleurus sturmi* MacLeay, 1821:** 85 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico distribuido por la cuenca mediterránea y jónica, colonizando ambas riberas (Reitter, 1893; Janssens, 1940b; Machatschke, 1969; Paulian & Baraud, 1982; Lumaret, 1990; Baraud, 1992; Schoolmeesters, 2005): Península Ibérica, Francia, Italia, Croacia, Hungría, Marruecos, Argelia, Túnez, Libia y Egipto. Presente también en Sicilia (Agoglitta, 2006). En Marruecos, si bien Kocher (1958) y Baraud (1985) lo indican como muy extendido, Dewhurts (1979-80) apenas reseña nueve localidades. Puede, eso sí, ser muy abundante en determinadas localidades del país magrebí: Ain-Kerma (Kadiri, 1989); Fez-Saïs (Fatima, 1995); Souk el Arbaa (Haloti *et al.*, 2006). En la Península Ibérica no resulta una especie frecuente a tenor de lo expuesto por Martín-Piera y López-Colón (2000), en contra de lo expresado por Báguena (1967), posiblemente por regresiones de carácter socio-histórico. Así, en Iberia, es registrada puntual y aisladamente en un amplio transepto tempo-espacial: desde los Pirineos (de la Fuente, 1926) y el norte (Górriz, 1902; Galante, 1979; Salgado y Galante, 1987; Bahillo de la Puebla, 1990; Agoiz-Bustamante, 2002) hasta el sur de Coimbra (Seabra, 1907; de la Fuente, 1926; Ladeiro, 1950) y Albacete (Ruano *et al.*, 1988) o Andalucía (Báguena, 1967). Como indican Lobo y Martín-Piera (1993), parece tratarse de una especie en franca regresión en las Islas Baleares, dado lo antiguo de los registros (Español, 1949; Báguena, 1967).

En el área de estudio prácticamente sólo registramos esta especie en el muestreo de primavera (37 ejemplares, 97,368 % de los efectivos sobre $n = 38$), con una sola captura otoñal (Fig.28) en el predesierto de Tizi-n-tretten (1.680 metros). En Marruecos, Dewhurts (1979-80) lo cita de mayo. En distintas regiones del Medio Atlas, las dataciones varían entre febrero y octubre, con un máximo poblacional en primavera, en diversas localidades (Janati-Idrissi, 2000), concretamente en Fez-Saïs (Fatima, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999) y en Fez (Mohammed, 1995). En la región de Ceuta (España) su fenología es primavero-estival, con un máximo demográfico en agosto (Ruiz, 1995). En la Península Ibérica, Martín-Piera y López-Colón (2000) indican una genérica estacionalidad entre abril y septiembre, reseñando un máximo demográfico entre mayo y julio. De hecho, en Albacete (Ruano *et al.*, 1988) los escasos registros se limitan a julio; en Álava (Bahillo de la Puebla, 1990) a junio. En Francia, Lumaret (1990) lo registra entre marzo y octubre.

Sobre otra variable ambiental estudiada, esta especie muestra una marcada preferencia por el pastizal, con un 84,21 % de los efectivos colectados (32 sobre $n = 38$), en detrimento del hábitat boscoso (15,79 %, 6 individuos). Lo que viene a coincidir con lo señalado por Lobo (2007) para la Península Ibérica y por Lumaret (1990) para Francia. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, lo colectan tanto en medios abiertos como cerrados. Sin embargo, en diversas zonas del Marruecos oriental, Kadiri (1989) registra un 99,85 % de los efectivos en un hábitat cerrado (Ain-Kerma).

Hemos registrado la especie prácticamente en todas las cotas (Fig. 27), entre los 1.560 y los 2.043 metros. Entre los 1.560 y los 1.777, su presencia primaveral es puntual y discontinua. A mayor altitud, en la franja comprendida entre los 1.895 y los 2.043 metros, se distribuye regularmente por los pastizales en cedrales (Mischliffen y Ain-Kahla), disminuyendo en la zona de vegetación cespitosa (Jbel Hebri: 1.930 metros), para volver a aumentar en el bosque situado a mayor altura. Estos datos sugieren la posibilidad de que *Gymnopleurus sturmi* podría, en altitud y en los bosques de cedros, ser un eficaz competidor de *Sisyphus schaefferi*. Los registros de Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, indican que se encuentra presente entre los 287 y los 1.750 metros. Su distribución altitudinal, en Marruecos, abarca desde áreas costeras hasta los 1.200 metros. Así, Kadiri (1989) lo colecta entre los 480 y los 960 metros. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) lo registran entre los 13 y los 940 metros. En la Península Ibérica se distribuye preferentemente por debajo de los 1.000 metros de altitud, con registros esporádicos a mayor altura (Ruano *et al.*, 1988). En Francia (Paulian & Baraud, 1982) alcanza los 1.200 metros. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 150 hasta los 300 metros (Pittioni, 1940; Lobo *et al.*, 2007b).

El peso seco en conjunto (primavera y verano: Tabla VI) de nuestras colectas (3,23 gramos) supone un 0,281 % de la biomasa total de los telecópidos (1.149,298 grs.). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,168 % del peso seco total.

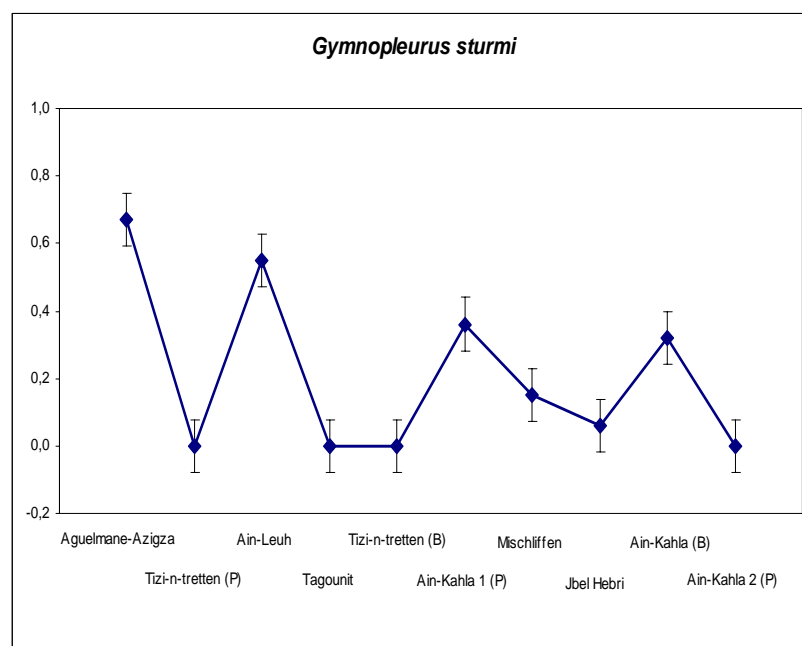


Fig. 27. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Gymnopleurus sturmi* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Según nuestra matriz de citas (31 localidades en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos este elemento se encontraría entre los 35,91 y los 30,58 N, y entre los 2,42 y los 8,86 W (Fig.29). Se distribuiría prácticamente por todo el país, exceptuando las áreas predesérticas del Sahara. Lo que concuerda con lo señalado por Kocher (1958).

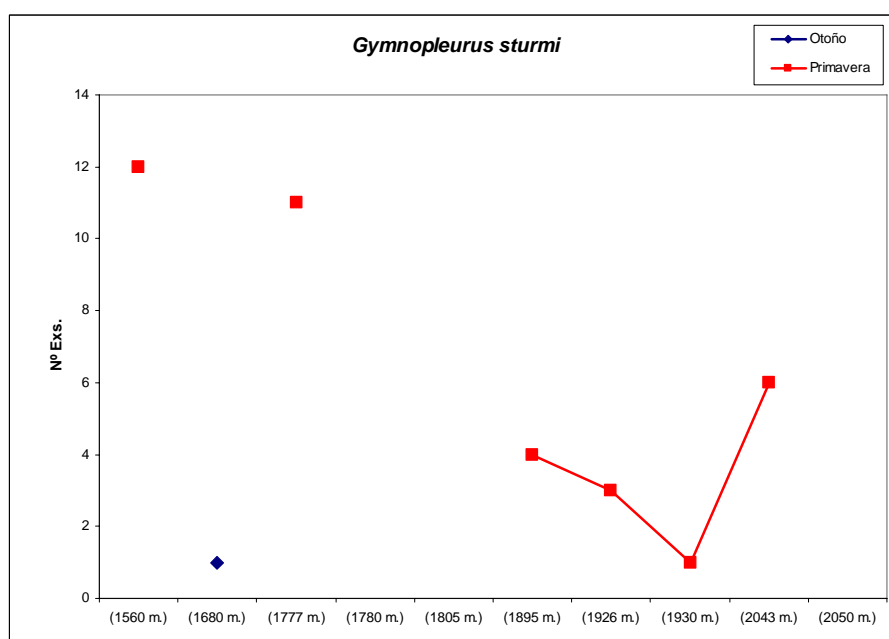


Fig. 28. Número de ejemplares de *Gymnopleurus sturmi* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

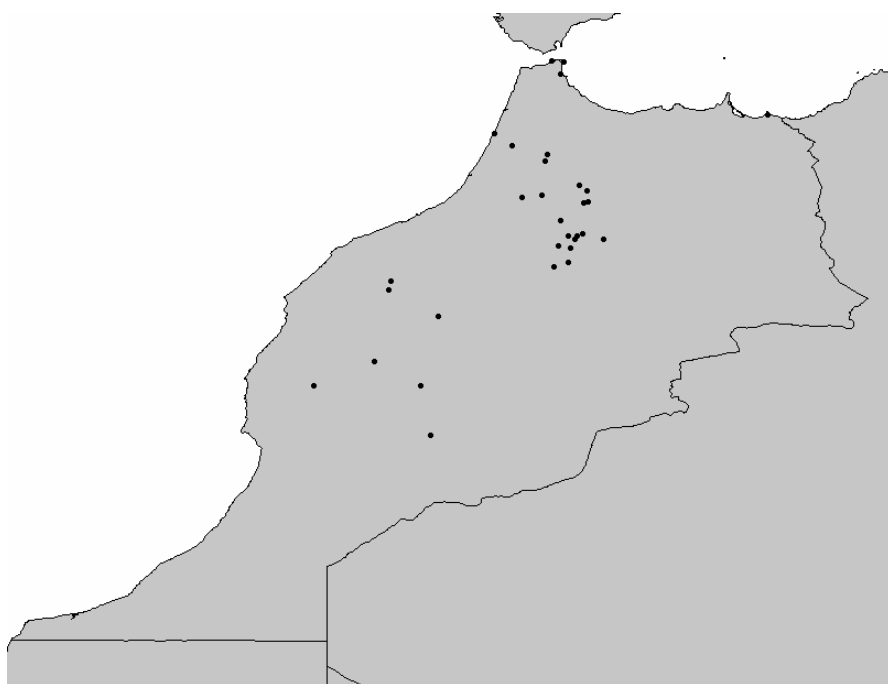


Fig.29. Distribución de *Gymnopleurus sturmi* en Marruecos.

5.2.3.- Análisis por zonas

- **5.2.3.1.- Aguelmane-Azigza (pastizal): 1.560 metros.** Pastizal sobre suelos pedregosos, en la serie de regresión del bosque de cedros (*Cedrus atlantica*) – encinar (*Quercus ilex*).

En esta estación (Tabla VII) se registraron las cinco especies de telecópidos, con un peso seco total de 5,45 gramos (un 0,474 % sobre la biomasa total de los rodadores, $n = 1.149,298$ grs.). Es una de las tres estaciones con mayor riqueza específica, junto con los pastizales de Ain-Leuh y Jbel Hebri. Sin embargo, en cuanto a abundancia es la zona donde menos ejemplares hemos colectado. Asimismo, es la última estación por lo que respecta a la biomasa.

La tríada dominante, para el registro global (otoño y primavera), queda constituida como sigue, en orden de mayor a menor biomasa: *Scarabaeus sacer* (5 ejemplares: 3,252 gramos), *Gymnopleurus sturmi* (12 ejemplares: 1,02 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (32 ejemplares: 0,928 gramos). No se evidencia predominio de especie alguna respecto a las variables: estación y hábitat. Si cabe reseñar que es la única localidad en la que la sucesión dominante no es encabezada por *Scarabaeus laticollis*.

- **5.2.3.2.- Tizi-n-tretten (pastizal): 1.680 metros.** Predesierto caracterizado por su escasa cobertura vegetal: *Stipa* sp. (esparto).⁴⁰

En esta estación registramos cuatro de las cinco especies de rodadores (Tabla VII), con un peso seco total de 57,267 gramos (un 4,983 % sobre la biomasa total de los rodadores, n = 1.149,298 grs.). Alberga este medio abierto, a pesar de su xericidad, una notable riqueza genérica y específica. Riqueza no pareja en abundancia: tan sólo 339 ejemplares (un 4,344 % sobre n = 7.804 individuos).

Zona dominada, en cuanto a los telecópridos se refiere, por la siguiente diada: *Scarabaeus laticollis* (326 ejemplares: 56,398 gramos) y *Gymnopleurus flagellatus* (9 ejemplares: 0,697 gramos). Dos especies decantadas, eminentemente, por los medios abiertos. La primera y principal, en abundancia y peso seco, preferentemente otoñal; la segunda exclusivamente primaveral.

- **5.2.3.3.- Ain-Leuh (pastizal): 1.777 metros.** Pastizal ubicado en un bosque de cedros (*Cedrus atlantica*).

Esta estación es, por lo que respecta a los telecópridos, la primera en cuanto a abundancia (2.182 ejemplares) y biomasa (Tabla VII), y una de las tres en las que hemos encontrado todas las especies de rodadores.

El peso seco total (360,81 gramos) supone un 31,394 % de la biomasa de los telecópridos (1.149,298 grs.).

La tríada dominante, para el registro global (otoño y primavera), queda constituida por las siguientes especies: *Scarabaeus laticollis* (2.026 ejemplares: 350,498 gramos), *Scarabaeus sacer* (7 ejemplares: 4,552 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (121 ejemplares: 3,509 gramos).

- **5.2.3.4.- Tagounit (bosque): 1.780 metros.** Medio cerrado, de transición boscosa, correspondiente al límite entre el cedral y el encinar.

⁴⁰ *Stipa tenacissima*, según Janati-Idrissi (2000).

A pesar de ser una de las estaciones con menor riqueza específica (Tabla VII), con tan sólo dos especies de rodadores registradas, en abundancia es la tercera localidad en importancia (928 individuos). No es desdeñable tampoco el peso seco total (66,944 gramos), un 5,825 % de la biomasa de los telecópridos (1.149,298 grs.).

	RIQUEZA		ABUNDANCIA	BIOMASA	Sucesión global (primavera y otoño)
	Nº géneros	Nº especies	Nº ejemplares	(gramos)	dominante
Aguelmane-Azigza (P) 1.560 m.	3	5	51	5,449	<i>Scarabaeus sacer</i> <i>Gymnopleurus sturmi</i> <i>Sisyphus schaefferi</i>
Tizi-n-tretten (P) 1.680 m.	3	4	339	57,267	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Gymnopleurus flagellatus</i>
Ain-Leuh (P) 1.777 m.	3	5	2.182	360,810	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Scarabaeus sacer</i> <i>Sisyphus schaefferi</i>
Tagounit (B) 1.780 m.	2	2	928	66,944	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Sisyphus schaefferi</i>
Tizi-n-tretten (B) 1.805 m.	2	2	505	30,629	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Sisyphus schaefferi</i>
Ain-Kahla (P) 1.895 m.	3	4	711	107,147	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Sisyphus schaefferi</i>
Mischliffen (P) 1.926 m.	3	4	875	143,144	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Sisyphus schaefferi</i> <i>Gymnopleurus sturmi</i>
Jbel Hebri (P) 1.930 m.	3	5	2.049	354,239	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Scarabaeus sacer</i> <i>Gymnopleurus flagellatus</i>
Ain-Kahla (B) 2.043 m.	3	3	59	7,951	<i>Scarabaeus laticollis</i> <i>Gymnopleurus sturmi</i> <i>Sisyphus schaefferi</i>
Ain-Kahla (P) 2.050 m.	2	2	105	15,717	<i>Scarabaeus laticollis</i>

Tabla VII. Riquezas (genéricas y específicas), abundancias y biomasa (en grs.) del total de efectivos telecópridos, para las diez localidades muestreadas, según cotas altitudinales y tipo de hábitat (P: pastizal; B: bosque). Se indican, asimismo, las sucesiones globales dominantes.

La diada dominante, en el computo global (primavera y otoño), queda constituida por las dos únicas especies de telecópridos registradas: *Scarabaeus laticollis* (278 ejemplares: 48,094 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (650 ejemplares: 18,85 gramos).

- **5.2.3.5.- Tizi-n-tretten (bosque): 1.805 metros.** Se trata de un bosque de cedros (*Cedrus atlantica*), donde también pueden encontrarse encinas (*Quercus ilex*).

Como en la anterior, en esta estación tan sólo se colectaron las dos mismas especies (Tabla VII). Sin embargo, el número de ejemplares es considerablemente menor (505), y la biomasa inferior a la mitad datada en Tagounit (30,629 gramos).

La díada dominante, en el computo global (primavera y otoño), queda constituida por las dos únicas especies de telecóprios registradas: *Scarabaeus laticollis* (111 ejemplares: 19,203 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (394 ejemplares: 11,426 gramos).

- **5.2.3.6.- Ain-Kahla (pastizal): 1.895 metros.** Pastizal situado en bosque de cedros.

En esta estación se registraron cuatro de las cinco especies de telecóprios (Tabla VII), de los tres géneros. El peso seco total (107,147 gramos) supone un 9,323 % de la biomasa de los telecóprios (1.149,298 grs.).

La díada dominante, para el registro global (otoño y primavera), queda constituida como sigue, en orden de mayor a menor biomasa: *Scarabaeus laticollis* (599 ejemplares: 103,627 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (107 ejemplares: 3,103 gramos).

- **5.2.3.7.- Mischliffen (pastizal): 1.926 metros.** Pastizal situado en bosque de cedros.

En esta estación (Tabla VII) se colectaron 875 individuos pertenecientes a cuatro especies. Es la tercera localidad en relevancia por lo que concierne a la biomasa, con 143,144 gramos de peso seco: un 12,455 % del total de los telecóprios (1.149,298 grs.).

La tríada dominante, para el registro global (otoño y primavera), queda constituida como sigue: *Scarabaeus laticollis* (816 ejemplares: 141,168 gramos), *Sisyphus schaefferi* (54 ejemplares: 1,566 gramos) y *Gymnopleurus sturmi* (3 ejemplares: 0,255 gramos).

- **5.2.3.8.- Jbel Hebri (pastizal): 1.930 metros.** Zona de vegetación arbustiva, en biomas abiertos, caracterizada por la presencia de cambrón⁴¹ (*Adenocarpus* sp.).

Las cinco especies de telecópridos fueron registradas en esta estación (Tabla VII). Es la segunda localidad en cuanto a abundancia (2.049 ejemplares) y biomasa (354,239 gramos). El peso seco supone un 30,822 % del total de los telecópridos (1.149,298 grs.).

La tríada dominante (otoño y primavera) queda constituida como sigue: *Scarabaeus laticollis* (2.026 ejemplares: 350,498 gramos), *Scarabaeus sacer* (4 ejemplares: 2,601 gramos) y *Gymnopleurus flagellatus* (11 ejemplares: 0,852 gramos).

- **5.2.3.9.- Ain-Kahla (bosque): 2.043 metros**

En este bosque de cedros se registró un representante de cada uno de los tres géneros de rodadores registrados (Tabla VII). Es la penúltima localidad en cuanto a abundancia (59 ejemplares) y biomasa (7,951 gramos). El peso seco supone un 0,692 % del total de los telecópridos (1.149,298 grs.).

La tríada dominante para el registro global (otoño y primavera), queda constituida como sigue, en orden de mayor a menor biomasa: *Scarabaeus laticollis* (41 ejemplares: 7,093 gramos), *Gymnopleurus sturmi* (6 ejemplares: 0,51 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (12 ejemplares: 0,348 gramos). Resulta significativa la diferente sucesión global en relación a la estación anterior, tan sólo separadas, altitudinalmente, por 113 metros.

- **5.2.3.10.- Ain-Kahla (pastizal): 2.050 metros.** Esta estación corresponde a un pastizal montano en bosque de cedros.

Es una de las localidades de menor riqueza específica, con sólo dos especies de telecópridos registradas (Tabla VII). En abundancia (105 individuos) y biomasa (15,717) es también muy pobre. El peso seco supone un 1,367 % del total de los telecópridos (1.149,298 grs.).

⁴¹ Según el Diccionario de la Lengua Española de la Real Academia: espino cerval, zarza o espina santa. Del latín *crabro*, *-ónis*, avispon.

De las dos únicas especies registradas, la sucesión global dominante (primavera y otoño) queda constituida, exclusivamente, por *Scarabaeus laticollis* (88 ejemplares: 15,224 gramos).

5.2.4.- Análisis biogeográfico

Para conocer la caracterización biogeográfica de los *Scarabaeidae* telecópridos registrados en nuestro muestreo en el Medio Atlas, hemos recurrido a las clasificaciones propuestas por La Greca (1964) y Galante y Stebnicka (1993), con algunas modificaciones. En el análisis biogeográfico de los rodadores, estas clasificaciones han sido empleadas, por lo que respecta al norte de África, en varios estudios (Kadiri, 1989; Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Ruiz, 1995; Janati-Idrissi, 2000). Los autores anteriormente citados establecen una serie de categorías biogeográficas, entre las que citamos aquellas en las que se encuadran los telecópridos recolectados en el presente estudio:

- Euromediterráneo-turánicas: especies distribuidas por toda la Europa centromeridional e insular, norte de África y alcanzando, hacia el este, Oriente Medio.
- Holopaleárticas: especies distribuidas por Europa, Asia y norte de África.
- Mediterráneo-occidentales: especies distribuidas en torno a la cuenca mediterránea.

En abundancia total (Tabla VIII) domina el elemento mediterráneo-occidental (*Scarabaeus laticollis*), seguido por el holopaleártico (*Sisyphus schaefferi*) y los euromediterráneos-turánicos (*Gymnopleurus flagellatus*, *G. sturmi* y *Scarabaeus sacer*). Atendiendo a las biomasa, la sucesión es coincidente. En la generalidad de los datos, pueden extraerse algunas conclusiones:

1. *Scarabaeus laticollis*, el único elemento mediterráneo-occidental, supone un 20 % de las especies telecópridas colectadas (n = 5), con una abundancia total de 6.312 ejemplares y un peso seco de 1.091,98 gramos. Supone la especie dominante, entre los rodadores, en número de ejemplares y, entre el conjunto de las 51 especies coprófagas, en biomasa. De hecho, es la especie dominante, entre los

rodadores, en la sucesión global de nueve estaciones entre las diez muestreadas (Tabla VII).

2. En sentido amplio, los elementos circunmediterráneos (euromediterráneo-turánicos y mediterráneo-occidentales) suponen, por lo que se refiere a los telecópridos: 4 de las 5 especies (un 80 % de la riqueza específica); un 82,099 % en la abundancia de rodadores (n = 7.804 ejemplares); un 96,475 % en la biomasa total de los rodadores (n = 1.149,3 gramos).
3. El único elemento con una expansión más cosmopolita, holo paleártica en concreto, es *Sisyphus schaefferi*. Su representatividad, frente a los circunmediterráneos dominados por *Scarabaeus laticollis*, no es -en absoluto- desdeñable: un 17,901 % del total de los individuos.

En los estudios referidos a las comunidades coprófagas del Medio Atlas, sólo se ha reseñado otra especie de telecóprido. Concretamente, *Scarabaeus puncticolis* en El Hajeb (Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Janati-Idrissi, 2000): una estación de tipo cerrado a 1.100 metros de altitud. Se trata de otro elemento paleártico con una distribución euromediterráneo-turánica, presente también en la Península Ibérica (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Elementos Biogeográficos	Especies	Abundancia	Biomasa total (grs.)	Total abundancia/ Categoría biogeográfica	Total biomasa/ Categoría biogeográfica (grs.)
Euromediterráneo-turánicos	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	41	3,174	95	16,81
	<i>Gymnopleurus sturmi</i>	38	3,230		
	<i>Scarabaeus sacer</i>	16	10,405		
Mediterráneo-occidentales	<i>Scarabaeus laticollis</i>	6.312	1.091,976	6.312	1.091,98
Holopaleárticos	<i>Sisyphus schaefferi</i>	1.397	40,513	1.397	40,51

Tabla VIII. Elementos biogeográficos entre los que se reparten los telecópridos registrados en el muestreo al que se refiere el presente estudio. Se indican, asimismo, las abundancias y biomasa (en gramos).

Así, en el Medio Atlas se encontrarían el 50 % (n = 12) de los rodadores presentes en Marruecos (Tabla IX), y un 30 % de las especies registradas en el norte de África (n = 20). Estos datos revelan una notabilísima riqueza de este grupo en esta cordillera. Los seis telecópridos presentes en el área de estudio, incluyendo a *Scarabaeus puncticolis*, suponen un 54,55 % de las especies presentes en la Península Ibérica (n = 11).

Área geográfica	Nº de especies
Toda Europa (1)	18
Francia (2)	10
Península Ibérica (3)	11
Norte de África (4)	20
Marruecos (4)	12
Medio Atlas (5)	6

Tabla IX. Número de especies de Scarabaeidae telecópridos presentes en diferentes áreas geográficas entre Europa y el norte de África. Datos elaborados a partir de: (1) Baraud (1992); (2) Paulian & Baraud (1982); (3) Martín-Piera y López-Colón (2000); (4) Baraud (1985); (5) presente estudio, Janati-Idrissi et al. (1999) y Janati-Idrissi (2000).

5.2.5.- Importancia de los Escarabeidos telecópridos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas

En otoño, las cuatro especies de telecópridos encontradas representan un 12,5% sobre el total (32 especies), con 6.669 individuos sobre un total de 112.806 ejemplares (5,91%) de *Scarabaeoidea* coprófagos, lo que supone un 65,11% (1.031 grs., peso seco) de la biomasa total encontrada.

En primavera, las cinco especies de “rodadores” registradas representan un 11,6% de la riqueza total (43 especies) y un 9,90% (1.135) del total de ejemplares (11.464) de *Scarabaeoidea* coprófagos capturados, suponiendo en cambio un 33,9% (117 grs.) del total de biomasa colectada.

Los rodadores representan, entre otoño y primavera, un 9,8% de la riqueza de especies, un 6,28% del número de ejemplares, pero un 59,49% de la biomasa. Así pues, en términos energéticos, las cinco especies de rodadores dominan las comunidades coprófagas de la región, con una relevancia mayor que la que poseen las especies de los otros dos grupos funcionales de Escarabeidos coprófagos: paracópridos y endocópridos.

Esta predominancia de los telecópridos podría ser un muy buen indicador del aceptable estado de conservación de la fauna coprófaga en el Atlas Medio marroquí, situación comparable a la de los Escarabeidos rodadores de la Península Ibérica hasta la primera mitad del siglo XX (Zulueta, 1940; Cabrera, 1954; Báguena, 1967; Lobo,

2001). La elaboración de una exhaustiva base de datos que compila toda la información sobre las especies de Escarabeidos ibéricos existente en las colecciones de historia natural y en la bibliografía (54 especies y 15.924 registros en la actualidad; véase Lobo & Martín-Piera, 1991), nos permite corroborar este supuesto. Examinando la variación temporal en el porcentaje de ejemplares de rodadores desde 1872 (Fig.30), podemos observar que existe una pronunciada disminución en la probabilidad de encontrar este tipo de especies desde los años 80, declive que ha significado también una disminución del área de distribución de estas especies (Lobo, 2001). Mientras casi el 90% de los registros totales pertenecientes a especies no rodadoras fueron colectados después de 1950, ese porcentaje es del 61 % en el caso de los rodadores. El promedio anual de registros de rodadores antes y después de 1950 difiere significativamente entre ambos periodos (test de Mann-Whitney=2.91; $p=0.004$).

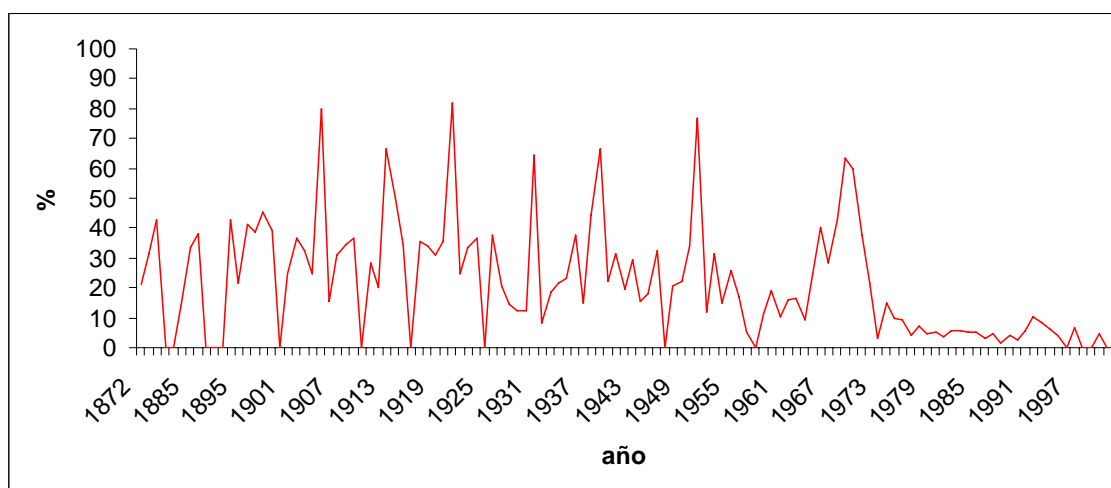


Fig. 30. Variación en el porcentaje de ejemplares de rodadores o telecópridos sobre el total de Escarabeidos presentes en BANDASCA (Lobo y Martín-Piera, 1991), una base de datos que recopila toda la información existente sobre la distribución de este grupo animal en la Península Ibérica.

5.3.- Escarabeidos paracópridos

5.3.1.- Introducción

Por lo que concierne a los *Scarabaeidae* y *Geotrupidae* paracópridos podemos ofrecer una buena aproximación numérica a sus efectivos, conforme a los datos recopilados por Hanski & Cambefort (1991a) y por Schoolmeesters (2005): 156 géneros y 4.066 especies (3.813 *Scarabaeidae* y 253 *Geotrupidae*). Veamos con más detalle la comparativa entre la fauna de paracópridos del mundo, del norte de África, de Marrue-

cos, del presente estudio en el Atlas Medio y de la Península Ibérica (Tablas X, XI y XII).

Familia	Mundo	Norteáfrica	Marruecos	Muestreo	Península	Coms.	Coms.
				Atlas	Ibérica	NÁfr./Marr.	Marr./P.Ib.
Scarabaeidae	3.813	42	34	22	43	34	24
Geotrupidae	253	19	14	3	32	14	4
Totales	4.066	61	48	25	75	48	28

Tabla X. Número de especies de Escarabeidos paracópridos, para las dos familias, catalogadas en el mundo, que habitan el norte de África, Marruecos y la Península Ibérica, así como las registradas en el presente estudio. Se indica, asimismo, el número de especies comunes entre el norte de África y Marruecos (Coms. NÁfr./Marr.) y entre Marruecos y la Península Ibérica (Coms. Marr./P.Ib.). Datos elaborados a partir de Hanski & Cambefort (1991a) y de Schoolmeesters (2005).

	Mundo	Norteáfrica	Marruecos	Muestreo	Península	Coms.	Coms.
				Atlas	Ibérica	NÁfr./Marr.	Marr./P.Ib.
Fam. Scarabaeidae							
Coprini	374	2	1		2	1	1
Dichotomiini	733						
Oniticellini	165	3	3	1	3	3	3
Onitini	185	10	8	7	6	8	5
Onthophagini	2.211	27	22	14	32	22	15
Phanaeini	145						
Fam. Geotrupidae							
Ceratotruperini	23						
Chromogeotrupini	61	2	2		2	2	1
Geotrupini	169	17	12	3	30	12	3
Totales	4.066	61	48	25	75	48	28

Tabla XI. Número de especies de Escarabeidos paracópridos (desglosado por tribus) catalogadas en el mundo, que habitan el norte de África, Marruecos y la Península Ibérica, así como las registradas en el presente estudio. Se indica, asimismo, el número de especies comunes entre el norte de África y Marruecos (Coms. NÁfr./Marr.) y entre Marruecos y la Península Ibérica (Coms. Marr./P.Ib.). Datos elaborados a partir de Hanski & Cambefort (1991a) y de Schoolmeesters (2005).

Tanto para los *Scarabaeidae* como para los *Geotrupidae*, el número de especies presentes en la Península Ibérica es superior al registrado en Marruecos: siendo comunes un 55,81 y un 12,5 %, respectivamente, de las mismas. Esto podría explicarse en base a la actualísima catalogación de nuestra fauna (Martín-Piera y López-Colón, 2000), tarea aun pendiente de realizar en el país magrebí. Defecto que, acertadamente, señalan Haloti *et al.* (2006), en base a los escasos estudios realizados en Marruecos (Janati-

Idrissi *et al.*, 1999; Janati-Idrissi, 2000; Errouissi *et al.*, 2004a). En lo referido a la fauna registrada en el presente estudio (Atlas Medio), representa un 64,71 % de los Escarabeidos y un 21,43 % de los geotrúpidos marroquíes. El número de géneros de todas las tribus de *Scarabaeidae* es coincidente en Marruecos, Atlas Medio y Península Ibérica; no así el de las tribus de *Geotrupidae*. En la Península Ibérica habitan 43 especies de Escarabeidos paracópridos y 32 de geotrúpidos, mientras que en Marruecos viven 34 y 14 (Tabla X) respectivamente.

	Mundo	Norteafrica	Marruecos	Muestreo	Península
				Atlas	Ibérica
Fam. Scarabaeidae					
<i>Coprini</i>	10	3	1		1
<i>Dichotomiini</i>	32				
<i>Oniticellini</i>	14	1	1	1	1
<i>Onitini</i>	17	3	3	3	3
<i>Onthophagini</i>	33	5	3	3	3
<i>Phanaeini</i>	10				
Fam. Geotrupidae					
<i>Ceratotrúpini</i>	8				
<i>Chromogeotrupini</i>	6	1	1		1
<i>Geotrupini</i>	26	5	5	3	9
Totales	156	18	14	10	18

Tabla XII. Número de géneros de Escarabeidos paracópridos catalogados en el mundo, que habitan el norte de África, Marruecos y la Península Ibérica, así como los registrados en el presente estudio. Datos elaborados a partir de Hanski & Cambefort (1991a), Martín-Piera y López-Colón (2000) y de Schoolmeesters (2005).

			Presente	en:
	Especies	Distribución geográfica general	Marr.	P. Ib.
	Familia: Scarabaeidae			
	<i>Heliocopris gigas</i> (Linnaeus, 1758)	Afrotropical y paleártica	No	No
	<i>Catharsius sesostris</i> Waterhouse, 1888	Afrotropical y paleártica	No	No
	<i>Copris hispanus</i> (Linnaeus, 1764)	Paleártica hasta Pakistán	Si	Si
	<i>Copris pueli</i> Mollandin, 1905	Paleártica (norteafricana)	No	No
X	<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	Paleártica (norteafricana) y afrotropical	Si	No
X	<i>Onitis belial</i> Fabricius, 1798	Mediterránea occidental y norteafricana	Si	Si
	<i>Onitis ezechias</i> Reiche, 1856	Paleártica	No	No
X	<i>Onitis ion</i> (Olivier, 1789)	Mediterránea occidental y norteafricana	Si	Si
X	<i>Onitis numida</i> Castelnau, 1840	Paleártica (norteafricana)	Si	No
X	<i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)	Paleártica circunmediterránea	Si	Si
X	<i>Cheironitis hungaricus</i> ssp. <i>irroratus</i> (Rossi, 1790)	Mediterránea meridional y norteafricana	Si	Si

	<i>Cheironitis osiridis</i> (Reiche, 1856)	Paleártica	No	No
X	<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	Mediterránea occidental y norteafricana	Si	Si
	<i>Bubas bubaloides</i> Janssens, 1938	Paleártica	Si	No
X	<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	Paleártica hasta Turquestán	Si	Si
	<i>Euoniticellus pallens</i> (Olivier, 1789)	Paleártica, afrotropical y oriental	Si	Si
	<i>Euoniticellus pallipes</i> (Fabricius, 1781)	Paleártica hasta Afganistán	Si	Si
X	<i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1767)	Paleártica, norte de África hasta Turquestán	Si	Si
	<i>Euonthophagus bedeli</i> (Reitter, 1891)	Paleártica hasta Afganistán	Si	No
	<i>Euonthophagus clementi</i> (Baraud, 1960)	Marroquí	Si	No
X	<i>Euonthophagus crocatus</i> (Mulsant & Godart, 1870)	África paleártica y Península Ibérica	Si	Si
	<i>Micronthophagus melanocephalus</i> (Klug, 1845)	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Onthophagus aerarius</i> Reitter, 1892	Norteafricana, Siria, Arabia e Irán	Si	No
X	<i>Onthophagus atricapillus</i> D' Orbigny, 1908	Marroquí	Si	No
	<i>Onthophagus furcatus</i> (Fabricius, 1781)	Paleártica	Si	Si
X	<i>Onthophagus hirtus</i> (Illiger, 1803)	Íbero-marroquí	Si	Si
X	<i>Onthophagus punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i> Baraud, 1963	Mediterránea y marroquí	Si	Si
X	<i>Onthophagus latigena</i> D' Orbigny, 1897	Íbero-marroquí	Si	Si
X	<i>Onthophagus maki</i> (Illiger, 1803)	Mediterránea occidental y norteafricana	Si	Si
X	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> Walth, 1835	Íbero-marroquí	Si	Si
	<i>Onthophagus melitaeus</i> (Fabricius, 1798)	Íbero-marroquí	Si	Si
X	<i>Onthophagus nebulosus</i> Reiche, 1864	Paleártica norteafricana, Egipto, Siria, Irak y Arabia	Si	No
X	<i>Onthophagus nigellus</i> (Illiger, 1803)	Íbero-magrebí	Si	Si
	<i>Onthophagus numidicus</i> D' Orbigny, 1908	Paleártica (norteafricana)	No	No
X	<i>Onthophagus opacicollis</i> Reitter, 1893	Paleártica	Si	Si
X	<i>Onthophagus similis</i> (Scriba, 1790)	Paleártica y magrebí, hasta Irán e Irak	Si	Si
	<i>Onthophagus sticticus</i> Harold, 1867	Afrotropical y paleártica	Si	No
X	<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)	Paleártica, neártica y macaronésica (Azores)	Si	Si
	<i>Onthophagus transcaspicus</i> Koenig, 1888	Norteafricana, hasta Turkestán	Si	No
	<i>Onthophagus trigibber</i> Reitter, 1892	Afrotropical y paleártica	Si	Si
	<i>Onthophagus tripolitanus</i> Heyden, 1890	Paleártica (norteafricana)	No	No
X	<i>Onthophagus vacca</i> (Linnaeus, 1767)	Paleártica y marroquí	Si	Si
	Familia: Geotrupidae			
	<i>Allotrupes mandibularis</i> (Reitter, 1896)	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Ceratophyus hoffmannseggii</i> Fairmaire, 1856	Norteafricana e ibérica	Si	Si
X	<i>Sericotrupes niger</i> (Marsham, 1802)	Europa occidental y Magreb	Si	Si
X	<i>Stereopyge douei</i> (Gory, 1841)	Norteafricana, Cerdeña, Sicilia y Malta	Si	No
X	<i>Thorectes armifrons</i> Reitter, 1893	Marroquí	Si	No
	<i>Thorectes brullei</i> Jekel, 1865	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Thorectes coiffaiti</i> Baraud, 1969	Marroquí	Si	No
	<i>Thorectes distinctus</i> Marseul, 1878	Paleártica (norteafricana)	Si	No

<i>Thorectes intermedius</i> (Costa, 1827)	Mediterránea y norteafricana	No	No
<i>Thorectes laevigatus</i> (Fabricius, 1798)	Norteafricana e ibérica	Si	Si
<i>Thorectes latus</i> (Sturm, 1826)	Paleártica (norteafricana)	No	No
<i>Thorectes marginatus</i> (Poiret, 1787)	Norteafricana y Sicilia	Si	No
<i>Thorectes puncticollis</i> Lucas, 1845	Paleártica (norteafricana)	No	No
<i>Thorectes reflexus</i> Jekel, 1865	Paleártica (norteafricana)	No	No
<i>Thorectes rugatulus</i> Jekel, 1865	Norteafricana y Egipto	Si	No
<i>Thorectes trituberculatus</i> Reitter, 1893	Paleártica (norteafricana)	Si	No
<i>Thorectes variolipennis</i> Marseul, 1876	Marroquí	Si	No
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	Euro-marroquí	Si	Si
<i>Typhaeus typhoeoides</i> Fairmaire, 1852	Norteafricana, Sicilia y Cerdeña	Si	No

Tabla XIII. Especies de Escarabeidos paracópridos que habitan el norte de África, distribución general de las mismas y presencia en Marruecos (Marr.) y en la Península Ibérica (P.Ib.). Se marcan (X) las especies registradas en el presente estudio. Datos elaborados a partir de Hanski & Cambefort (1991a) y de Schoolmeesters (2005).

Por lo que se refiere a los paracópridos, se han colectado 22 especies de *Scarabaeidae* y 3 de *Geotrupidae* (Tabla XIII). Se han registrado los siguientes 7 géneros de Escarabeidos paracópridos: *Onitis*, *Cheironitis*, *Bubas*, *Euoniticellus*, *Caccobius*, *Euonthophagus* y *Onthophagus*. Y los subsiguientes 3 de geotrúpidos: *Sericotrupes*, *Stereopyge* y *Thorectes*. Los 10 géneros y 25 especies de paracópridos los sitúan como el grupo con mayor riqueza genérica y específica, por delante de los endocópridos (1 género, 20 especies) y de los telecópridos (3 géneros y 5 especies, véase: Romero-Samper y Lobo, 2006). En cuanto a abundancia constituirían, con 10.626 colectas, el segundo grupo: entre los endocópridos (105.830 ejemplares) y los telecópridos (7.804 individuos). Finalmente, por lo que se refiere a la biomasa, serían el tercer grupo (316,149 grs.), tras los telecópridos (1.149,298 grs.) y los endocópridos (458,768 grs.).

Si exceptuamos a los *Trogidae* como coprófagos estrictos (mas bien se registrarían por una queratinofagia coprofílica: Romero-Samper, 1989), en cuanto a riqueza específica nuestros datos se aproximan a los ofrecidos por Lumaret & Kirk (1991) para Casablanca (Marruecos), véase la Tabla 6.1 en el referido trabajo: pero también a otros siete estudios (Tabla XIV). Estos datos no hacen sino corroborar el creciente dominio de los Escarabeidos telecópridos y paracópridos en las regiones tropicales, en detrimento de los *Aphodiidae* endocópridos, más propios de las regiones templadas septentrionales (Europa): conforme señalan Hanski & Cambefort (1991b).

Región	<i>Aphodiidae</i>	<i>Geotrupidae</i>	<i>Scarabaeidae</i>	Total sps.
región de Mohammedia (1)	42,9 (9)		57,1 (12)	21
Marruecos oriental (2)	32,4 (12)	8,1 (3)	59,5 (22)	37
Casablanca (3)	38 ¿?	5 ¿?	57 ¿?	¿?
Región de Fez-Saïs (4)	36,1 (13)	2,8 (1)	61,1 (22)	36
región de Ifran (5)	40,0 (16)	5,0 (2)	55,0 (22)	40
Medio Atlas (6)	46,4 (26)	3,6 (2)	50,0 (28)	56
Fez (7)	14,3 (1)		85,7 (6)	7
Marruecos noroccidental (8)	46,4 (26)	3,6 (2)	50,0 (28)	56
presente estudio	40,0 (20)	6,0 (3)	54,0 (25)	50

Tabla XIV. Distribución porcentual del número de especies de Scarabaeoidea coprófagos entre las tres familias, en distintas zonas de Marruecos. Entre paréntesis se indica el número de especies. Datos elaborados a partir de: (1) Brahim (1986); (2) Kadiri (1989); (3) Lumaret & Kirk (1991); (4) Fatima (1995); (5) Mohammed (1995); (6) Janati-Idrissi et al. (1999); (7) Errouisi et al. (2004); (8) Haloti et al. (2006).

5.3.2.- Preferencias estacionales, ambientales y altitudinales

1.- Tribu *Onitini* Fabricius, 1758 (familia *Scarabaeidae* Latreille, 1802).

En el área de estudio, la riqueza de esta tribu engloba tres géneros y siete especies (Tabla XIII). En abundancia: 333 ejemplares. Por lo que respecta a la biomasa, los *Onitini* suponen 30,988 gramos, un 9,802 % del peso seco total de los paracópidos.

- **5.3.2.1.-** *Onitis alexis* Klug, 1835: 90 mgrs. de peso seco.

Especie exclusivamente paleártico-norteafricana y afrotropical (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia y Egipto), cuya área de extensión alcanza hasta Asia Menor y el Próximo Oriente, colonizando también Córcega y otros enclaves mediterráneos (Nicolás, 1980; Paulian & Baraud, 1982; Lumaret, 1990; Baraud, 1992; Ruiz, 1995; Agolitta, 2006). Si bien Baraud (1985 y 1992) mantuvo una antigua cita de Andalucía (de la Fuente, 1926), su presencia en la Península Ibérica parece quedar definitivamente descartada (Báguena, 1955 y 1967; Veiga y Martín-Piera, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000). De corología, en fin, circunmediterránea (Ruiz, 1995). Un 80 % de las especies pertenecientes a este género (n = 124) son exclusivamente afrotropicales (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En el área de estudio, sólo se presenta en primavera ($n = 291$) (Fig.32). Sin embargo, su espectro fenológico se amplía al estío en la región de Casablanca (Aguesse & Bigot, 1979-80), e incluso al otoño en Ceuta (Ruiz, 1995). Se trata de especies univoltinas (Klemperer, 1982). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) únicamente lo colectó en agosto. Los congéneres ibéricos de *Onitis alexis* (precisamente las dos especies que siguen) ovipositan entre abril y mayo, muriendo los parentales durante junio o julio: el ciclo concluirá con la emergencia de la nueva generación entre enero y abril (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En cuanto a preferencias ambientales, *Onitis alexis* muestra una distribución preferencial por el pastizal, en detrimento del hábitat boscoso. El 79 % de los ejemplares colectados lo han sido entre los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) y los 1.930 metros de altitud (pastizal de Jbel Hebri), estando presente en todas las localidades menos en dos de las tres boscosas (Tagounit y Tizi-n-tretten) y en la cota más alta (pastizal de Ain-Kahla: 2.050 metros) (Fig.31). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo han encontrado a 287 metros (Karia), pero no a mayor altitud. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) lo han encontrado hasta la cota de los 142 metros. Por ende, cabe señalar que se trata del *Onitini* más abundante en la zona de estudio.

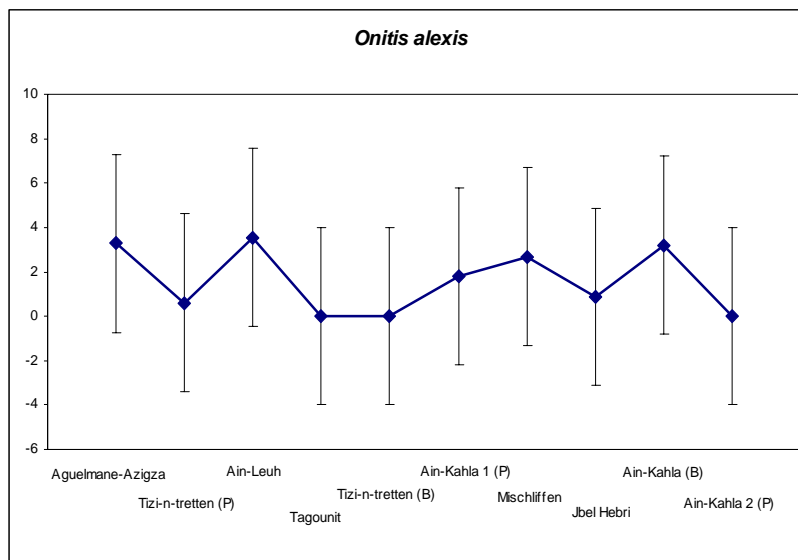


Fig. 31. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onitis alexis* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis alexis* (26,19 grs.) supone un 8,28 % de la biomasa total de los paracópidos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies

registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 1,36 % del peso seco total. Se trata del quinto paracóprido en importancia, en cuanto a biomasa corresponde; la novena especie en relevancia, respecto al total ($n = 51$), según esta variable.

Las citas recopiladas en nuestra matriz (18 localidades en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Onitis alexis* se distribuye: en una latitud comprendida entre los 28,98 y los 35,72 N; longitudinalmente entre los 5,05 y los 10,06 W (Fig.33). Extendiéndose desde la costa mediterránea hasta el Sahara marroquí-argelino, al oeste alcanza la costa atlántica y hacia el interior Guelmin, en el sahariano Jbel Ouarkiz. Según Tauzin (1990) se trata de una especie muy común en el sur de Marruecos.

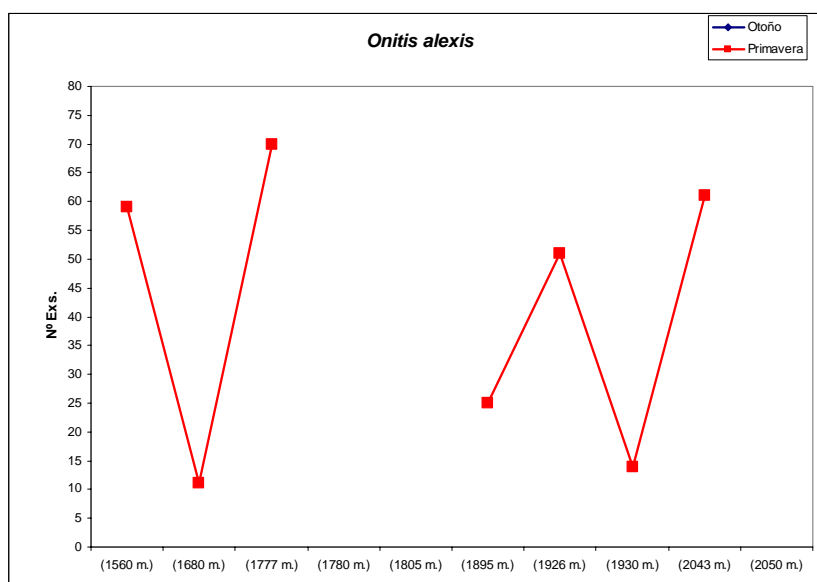


Fig. 32. Número de ejemplares de *Onitis alexis* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

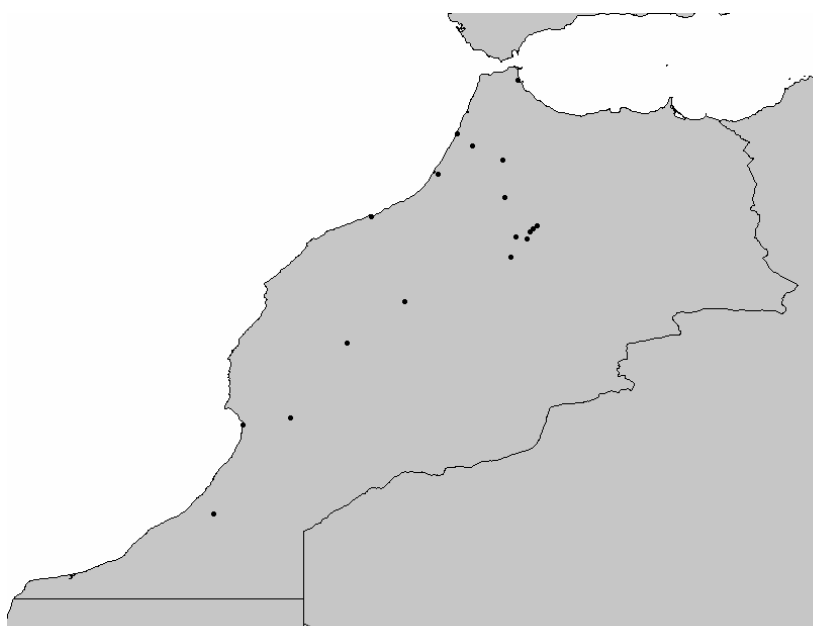


Fig. 33. Distribución de *Onitis alexis* en Marruecos.

- **5.3.2.2.- *Onitis belial* Fabricius, 1798:** 180 mgrs. de peso seco.

De distribución mediterránea occidental y magrebí (Marruecos, Argelia y Túnez) (Baraud, 1977, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982; Lumaret, 1990), también se encuentra en la Península Ibérica (Báguena, 1967; Martín-Piera y López-Colón, 2000), Mediodía francés y noroeste de Italia (Carpaneto, 1979; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En las islas mediterráneas (Baleares, Cerdeña) (Tenenbaum, 1915; Mackauer, 1958) parece haber sufrido una fuerte regresión, sino extinción (Carpaneto, 1979; Martín-Piera y Lobo, 1992). En la Península Ibérica está ligada a los ambientes mediterráneos característicos de la mitad meridional (Kirk & Ridsdill-Smith, 1986).

En nuestro estudio sólo hemos registrado esta especie en el muestreo de primavera (Fig.35), tal como señala Janati-Idrissi (2000). Fenología primaveral que coincide con la hallada por Fatima (1995) en la región de Fès-Saïs. En la región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) recolectó la especie entre febrero y junio. Su fenología en la Península Ibérica abarca de marzo a julio (Ruano *et al.*, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003). Especie univoltina (Klemperer, 1982). Las hembras ovipositan desde mayo hasta principios de julio. La nueva generación emerge entre enero y abril, con un pico generacional entre abril y junio.

Si bien hemos muestreado más localidades de pastizal (siete) que de bosque (tres), no hemos constatado, en el Atlas Medio, una decantación por uno u otro hábitat. A pesar de lo temporalmente distanciado (seis meses) entre los dos muestreos, el número de ejemplares colectados coincide, siempre en primavera, en el pastizal y en el bosque. En la Península Ibérica si muestra una clara preferencia por los pastizales (Lobo, 2007).

En cuanto a preferencias altitudinales se muestra como una especie montana sólo localizada entre los 1.805 (bosque: estación de Tizi-n-tretten) y los 2.043 metros (bosque: estación de Ain-Kahla), presente además en dos áreas intermedias de pastizal (Ain-Kahla y Mischliffen). En altitud (Fig.34), pues, parece relevar a *Onitis alexis*. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han colectado, en el Medio Atlas, desde los 287 metros (Karia) hasta los 1.664 (Ifran). Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa, región de

Ifra (Medio Atlas). En el Marruecos noroccidental, se localiza desde áreas litorales hasta la cota de los 1.000 metros (Haloti *et al.*, 2006).

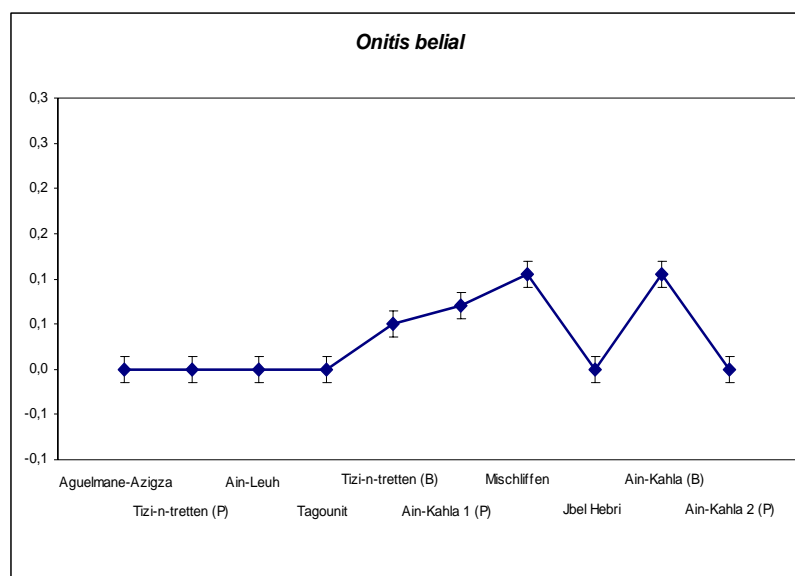


Fig. 34. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onitis belial* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis belial* (1,08 grs.) supone un 0,342 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,056 % del peso seco total.

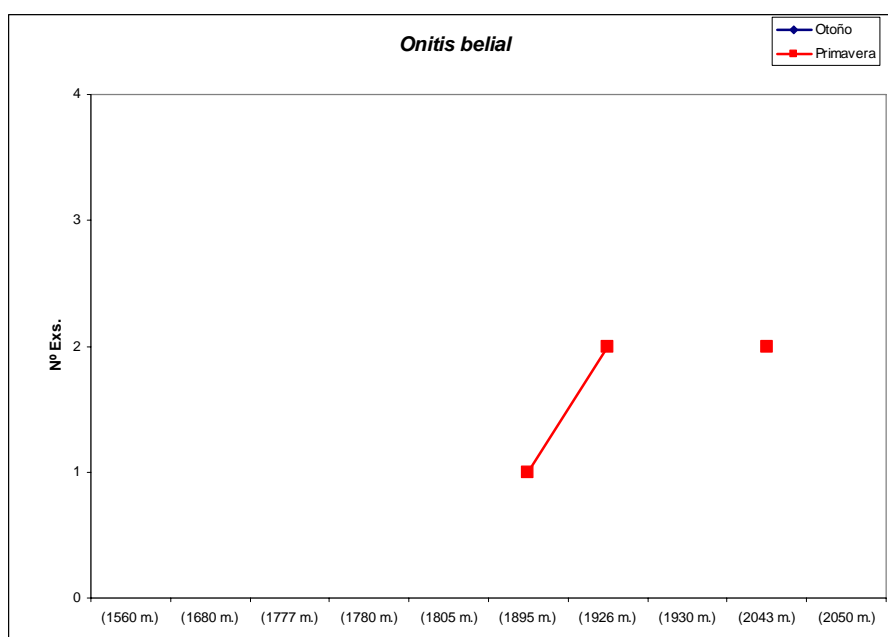


Fig. 35. Número de ejemplares de *Onitis belial* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En Marruecos, conforme a las citas recopiladas (25 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), *Onitis belial* se distribuye: en una latitud comprendida entre los 30,33 y los 35,78 N; longitudinalmente entre los 2,33 y los 9,77 W (Fig.36). Desde el litoral mediterráneo hasta el Sahara, sin adentrarse en el desierto; hacia el oeste alcanzaría la costa atlántica hasta Mogador y hacia el este hasta Oujda. La cordillera del Atlas y sus estribaciones parecen ser el límite de su expansión hacia el sur. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la señalan, en el Medio Atlas, como una de las especies dominantes por su biomasa.

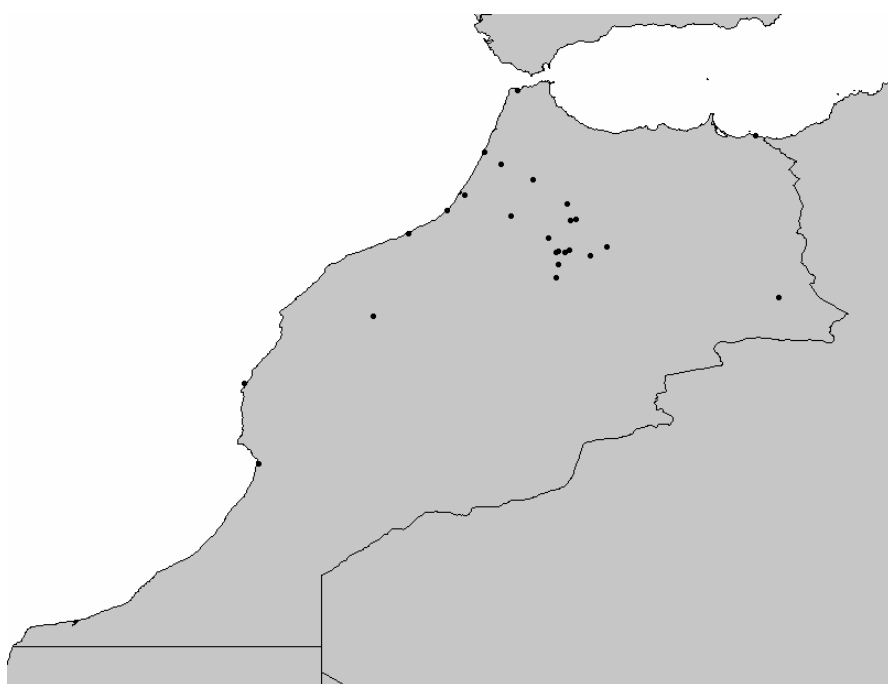


Fig. 36. Distribución de *Onitis belial* en Marruecos.

- **5.3.2.3.-** *Onitis ion* (Olivier, 1789): 86 mgrs. de peso seco.

Como la precedente, esta especie presenta una distribución paleártica (La Greca, 1964) circunscrita al Mediterráneo occidental y al norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), encontrándose también en Sicilia y Cerdeña (Baraud, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982; Agoglitta, 2006). En la Península Ibérica se distribuye, preferentemente, en las áreas de influencia mediterránea (Báguena, 1967; Kirk & Ridsdill-Smith, 1986): presentando una distribución simpátrica⁴² con *Onitis belial*.

⁴² En términos de Biología Evolutiva, una especiación simpátrica supone que los nuevos taxones surjan en potencial contacto con sus predecesores, compartiendo una común área geográfica, lo que forzaría avanzar rápidamente en el aislamiento reproductivo. La especiación simpátrica, según Gould (1983), exige, textualmente: “*origen rápido en poblaciones pequeñas*”. La especiación alopátrica, por el

En nuestro estudio *Onitis ion* muestra una fenología exclusivamente primaveral (Fig.38), coincidente con la que Ruiz (1995) ha registrado en la región de Ceuta (España), o con la datada por Kadiri (1989) para el Marruecos oriental. Sin embargo, Aguesse & Bigot (1979-1980), en Casablanca, registraron esta especie en enero y febrero. Por lo que se refiere a la Península Ibérica, en opinión de Rodríguez-Romo *et al.* (1988) se trataría de una especie invierno-primaveral. Controversia fenológica que podría explicarse en base a las variaciones climáticas, teniendo en cuenta que la pupación comienza en agosto (Martín-Piera y López-Colón, 2000), podrían sucederse emergencias tempranas si las condiciones son benignas. Las ovoposiciones sucederían en abril (Klemperer, 1982), desarrollándose un ciclo univoltino hasta la primavera siguiente: se detecta un pico demográfico en abril y mayo (Sánchez-Piñero, 1994).

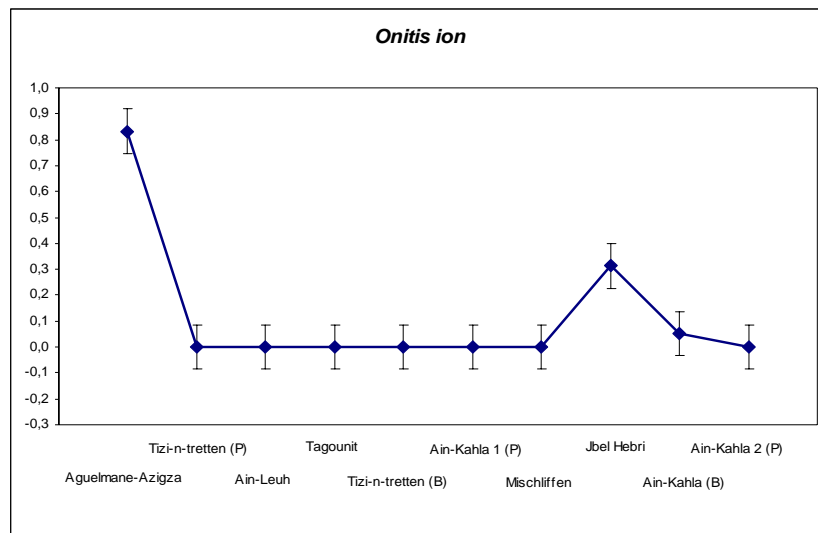


Fig. 37. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onitis ion* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Se trata de una especie prácticamente exclusiva del pastizal (95'24 % de los ejemplares colectados, $n = 21$), con un solo registro en bosque a 2.043 metros de altitud (estación de Ain-Kahla). Por lo que respecta a su distribución altitudinal, corológica-mente puede considerarse una especie colina (pre-montana) que, en nuestro área de estudio, habita entre los 1.560 (un 71,43 % de los efectivos: estación de Aguelmane-Azigza) y los 1.930 metros (estación de Jbel Hebri): con la excepción forestal ya reseñada (Fig.37). Según Haloti *et al.* (2006) en el Marruecos noroccidental sería una espe-

contrario, supone aislamiento geográfico en la periferia del territorio de un taxón predecesor. White (1978) ofrece uno de los primeros ensayos sobre los procesos de especiación.

cie montana, más abundante a 940 metros (Bab Taza). Cota, esta última, muy próxima a la registrada por Kadiri (1989) en el Marruecos oriental. En la Península Ibérica, preferentemente, se distribuye en pastizales (Lobo, 2007) entre los 50 y los 800 metros de altitud (Martín-Piera y López-Colón, 2000), un rango claramente menor.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis ion* (1,806 grs.) supone un 0,571 % de la biomasa total de los paracópidos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,094 % del peso seco total.

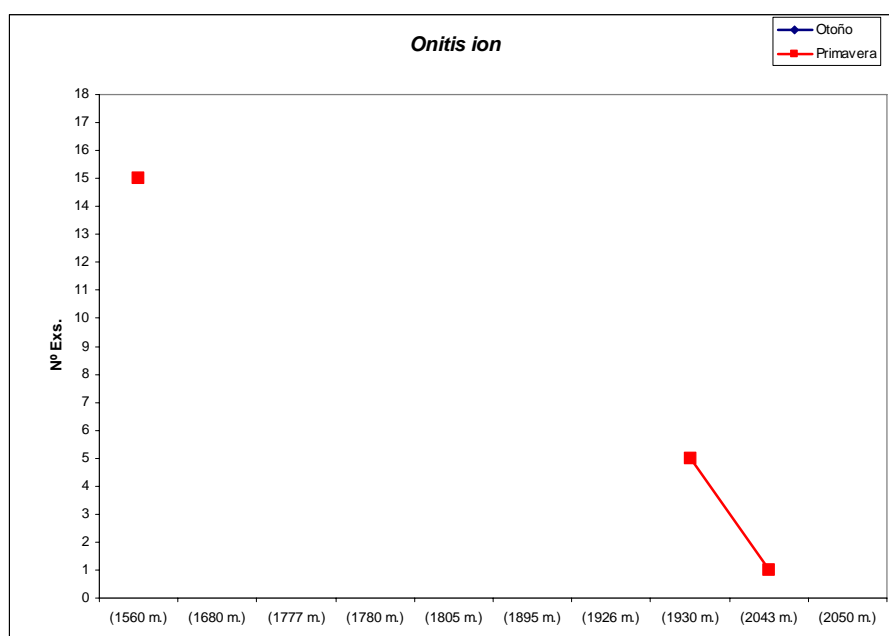


Fig. 38. Número de ejemplares de *Onitis ion* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a las referencias de nuestra matriz (22 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos *Onitis ion* se distribuiría entre los 30,33 y los 35,89 N, es decir: desde la costa mediterránea hasta las estribaciones del Sahara (Fig.39). Longitudinalmente, entre los 2,33 y los 9,58 W: de Oujda a la costa atlántica. Una distribución simpátrica, en Marruecos, con la de *Onitis belial*: tal y como sucede en la Península Ibérica (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

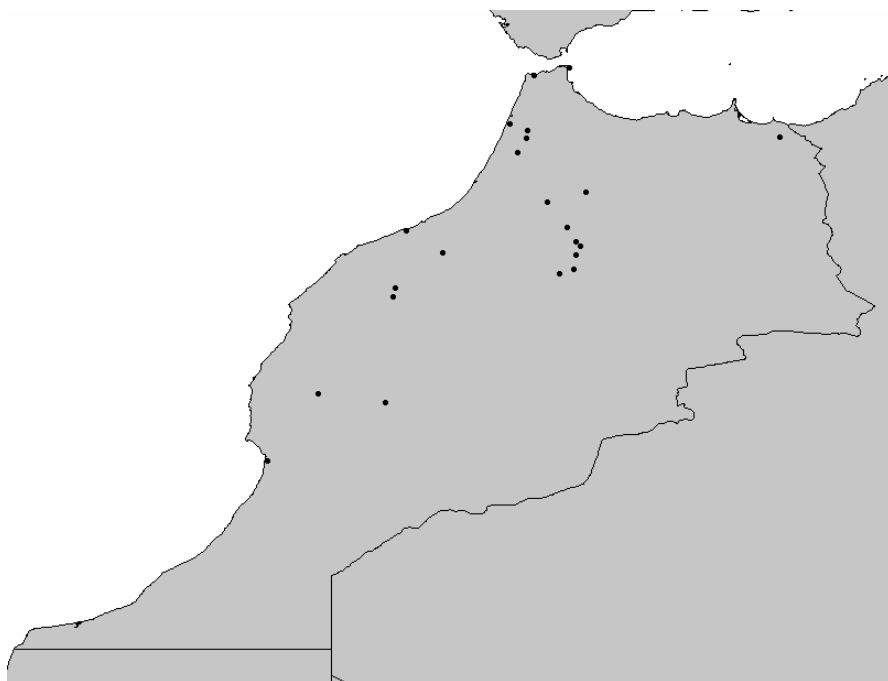


Fig. 39. Distribución de *Onitis ion* en Marruecos.

- **5.3.2.4.-** *Onitis numida* Castelnau, 1840: 79 mgrs. de peso seco.

Especie exclusivamente paleártico-norteafricana que se distribuye por: Marruecos, Argelia, Túnez y Libia. De corología magrebí (La Greca, 1964). Si bien Baraud (1985) recupera una antigua cita de la ssp. *marginicollis* de Turquestán, el mismo autor (1992) reconoce que debe tratarse de un error. Su repartición en Marruecos fue detallada por Kocher (1958): zona nororiental y central, entre Oujda, Ceuta (España) y el Gran Atlas. Ruiz (1995), sin embargo, no la ha encontrado en Ceuta. Según Tausin (1990) *Onitis numida* es una especie muy común en el Atlas Medio.

Por nuestra parte, sólo hemos colectado un ejemplar, en primavera, en zona de pastizal (estación: Tizi-n-tretten) a 1.680 metros altitud (Figs.40 y 41). Esta fenología primaveral coincide con la registrada por Fatima (1995) en Fès-Saïs, así como la datada por Mohammed (1995) en la región de Ifran (Medio Atlas). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) lo registra entre febrero y julio: entre los 287 y los 1.750 metros. Haloti *et al.* (2006), únicamente lo registraron a 142 metros en Sidi Kacem. En la misma cordillera, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado desde los 287 metros (Karia) hasta los 1.664 (Ifran). Por su parte, Kadiri (1989) registra un solo ejemplar, en el Marruecos oriental, en marzo y a 960 metros de altitud.

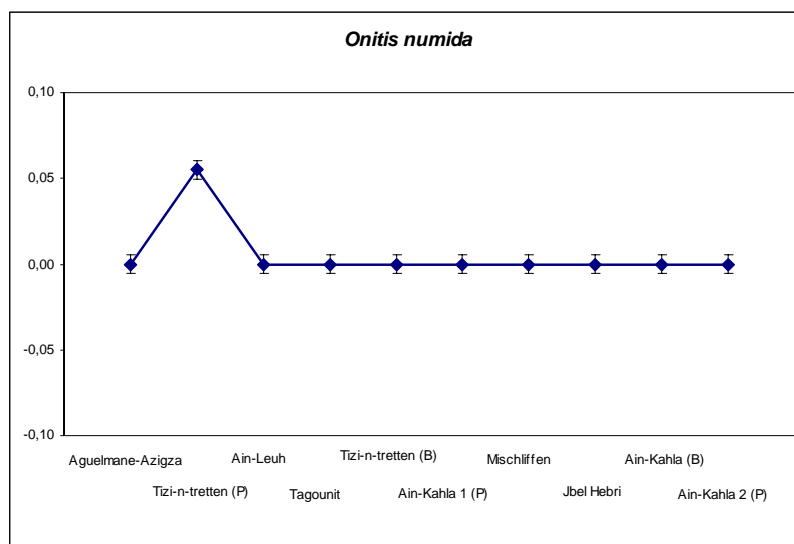


Fig. 40. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onitis numida* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

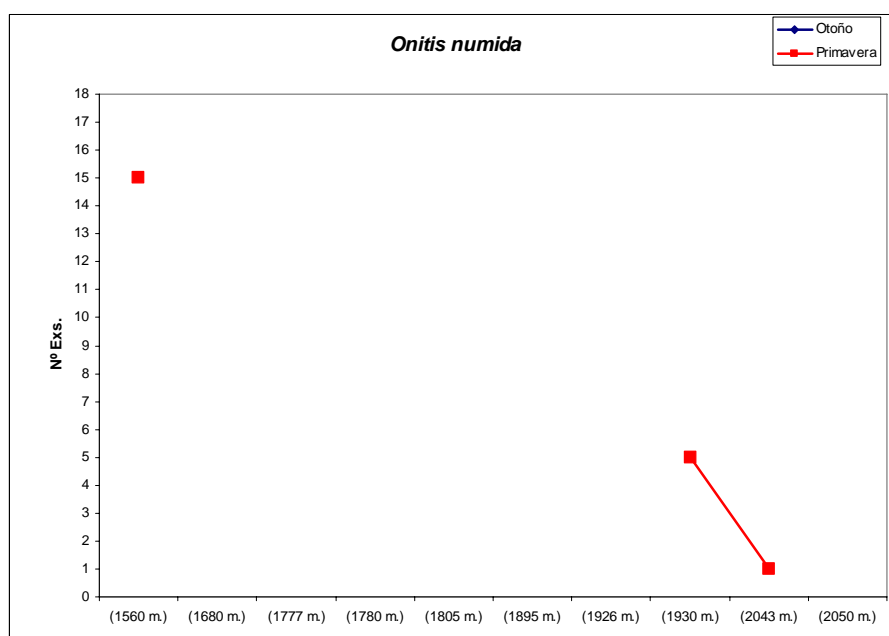


Fig. 41. Número de ejemplares de *Onitis numida* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis numida* (0,079 grs.) supone un 0,025 % de la biomasa total de los paracópidos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,004 % del peso seco total.

Según nuestra recopilación de datos (26 localidades en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría entre los 30,05 y los 34,69 N y entre los

4,02 y los 9,58 W. Es decir, latitudinalmente se repartiría entre la Península Tingitana y el Sahara, longitudinalmente entre Oujda y Agadir (Fig.42).

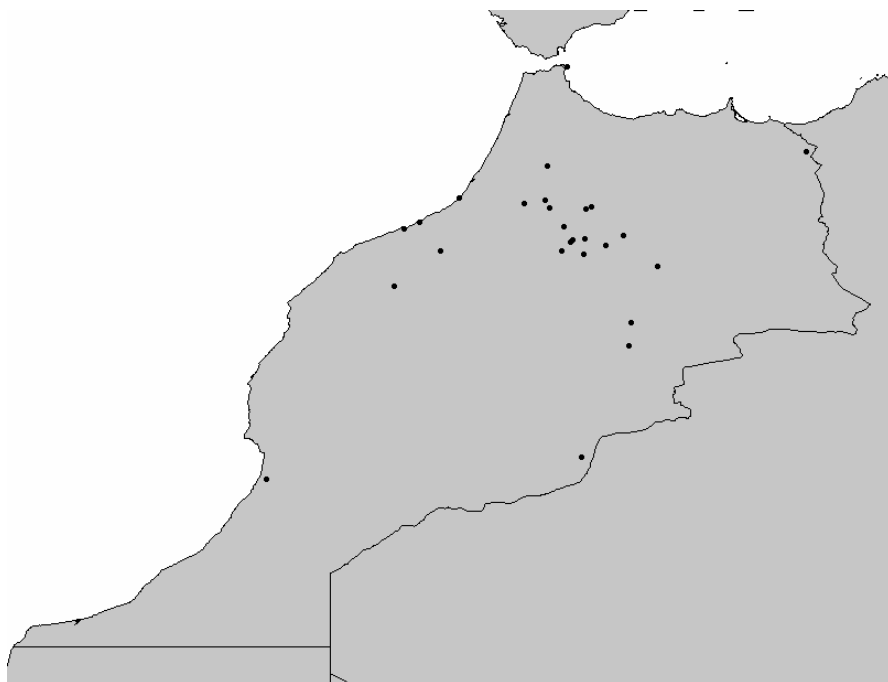


Fig. 42. Distribución de *Onitis numida* en Marruecos.

- **5.3.2.5.-** *Cheironitis furcifer* (Rossi, 1792): 110 mgrs. de peso seco.

De distribución circunmediterránea (La Greca, 1964), se encuentra prácticamente en todos los países ribereños, salvo Francia, así como en las islas de Cerdeña, Sicilia e Islas Baleares: España, Italia, antigua Yugoslavia, Albania, Grecia, Bulgaria, Turquía, Siria, Egipto, Libia, Túnez, Argelia y Marruecos (de la Fuente, 1926; Janssens, 1937; Schatzmayr, 1946; Mariani, 1959; Báguena, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Martín-Piera, 1987; Tauzin, 1990; Ruiz, 1995; Agoglitta, 2006). Si bien, recientes muestreos en Baleares (Martín-Piera y Lobo, 1992) parecían confirmar la regresión de esta especie en el archipiélago balear, como apuntan Martín-Piera y López-Colón (2000), una nueva revisión confirmaría la subsistencia de dichas poblaciones (Romero-Samper y Bajet, 2007), particularmente en la isla de Menorca.

En el área de estudio, únicamente se encontró en primavera (Fig.44). Fenología confirmada por varios autores en distintas regiones marroquíes: Mateu (1950) captura la especie en abril en Ifni; Dewhurst (1979-80) en mayo en Marrakech y Beni Mellal. Sin embargo, ese espectro fenológico, en otras zonas magrebíes, resulta estival: en Ceuta

(España) ha sido capturada entre junio y agosto (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995); en Casablanca en junio y julio (Aguesse & Bigot, 1979-80). Sin embargo, en Fès-Saïs (Fatima, 1995) se encuentra desde febrero hasta junio; lo mismo ocurre en la región de Ifran (Mohammed, 1995). Los registros de Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, coinciden en esta fenología primavera-estival. Janati-Idrissi (2000) remarca su presencia, en el Medio Atlas, entre febrero y octubre, con un máximo poblacional en primavera. Se trata de una especie univoltina, cuya biología reproductiva fue estudiada por Goidanich (1961a y 1961b). Según este autor, los imágos emergerían en julio y agosto, pues la pupación tendría lugar durante el estío. Los más recientes registros disponibles de las Islas Baleares (Romero-Samper y Bajet, 2007) muestran una fenología primavera-estival.

Las preferencias ambientales que *Cheironitis furcifer* muestra en el área de estudio resultan significativas. Los únicos siete ejemplares colectados lo fueron únicamente durante la primavera y en cuatro estaciones de pastizal (Aguelmane-Azigza, Tizintretten, Ain-Leuh y Ain Kahla). Lo que viene a coincidir con lo observado en la Península Ibérica (Lobo, 2007).

Hemos registrado la especie entre los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) y los 1.895 metros de altitud (pastizal de Ain-Kahla) (Fig.43): por encima de los 1.000 metros señalados por Kocher (1958) para el macizo central del Atlas. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 (Karia) y los 1.664 metros (Ifra). En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) lo registra entre los 287 y los 1.750 metros. Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa, región de Ifra (Medio Atlas). Haloti *et al.* (2006) lo han colectado, en el Marruecos noroccidental, entre los 142 y los 940 metros. Por lo que se refiere al Marruecos oriental, Kadiri (1989) únicamente colecta la especie a 960 metros de altitud.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Cheironitis furcifer* (0,77 grs.) supone un 0,244 % de la biomasa total de los paracópidos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,04 % del peso seco total.

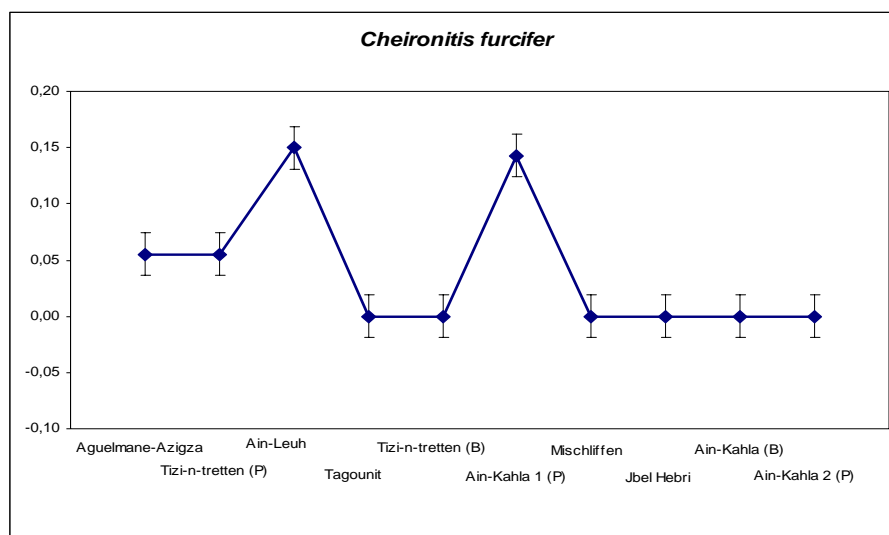


Fig. 43. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Cheironitis furcifer* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

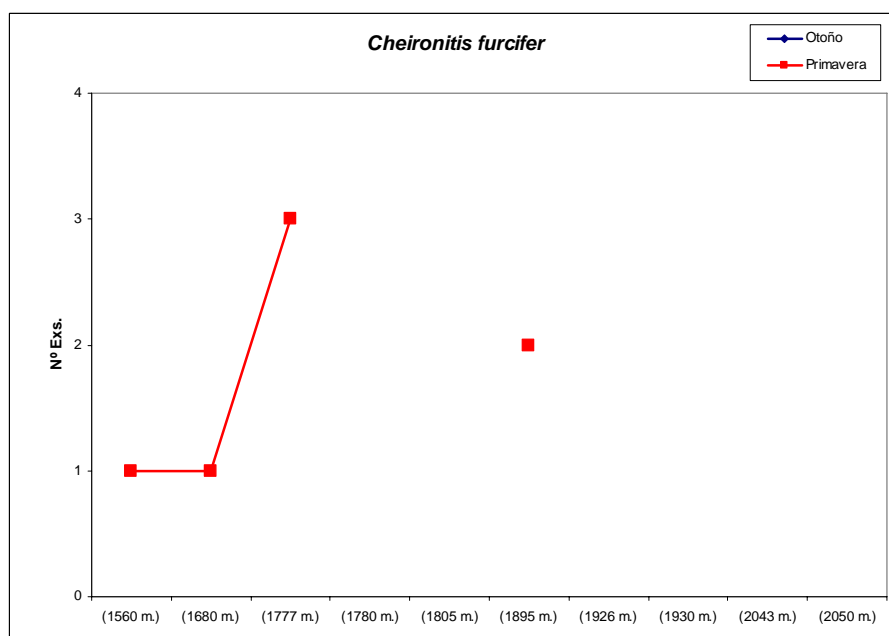


Fig. 44. Número de ejemplares de *Cheironitis furcifer* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Las citas recopiladas (23 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) nos permiten indicar que, en Marruecos, se distribuye (Fig.45): en una latitud comprendida entre los 28,98 y los 35,72 N; longitudinalmente entre los 5,05 y los 10,06 W. Hacia el norte se encontraría entre la línea de Oujda a Azrou, alcanzando el litoral mediterráneo

en la región de Ceuta, hacia el sur cerca de Guelmin. En longitud: hacia el oeste alcanzaría la costa atlántica en Sidi Ifni, hacia el norte en torno a Missouri. En opinión de Tauzin (1990) se trataría de una especie poco común en Marruecos.

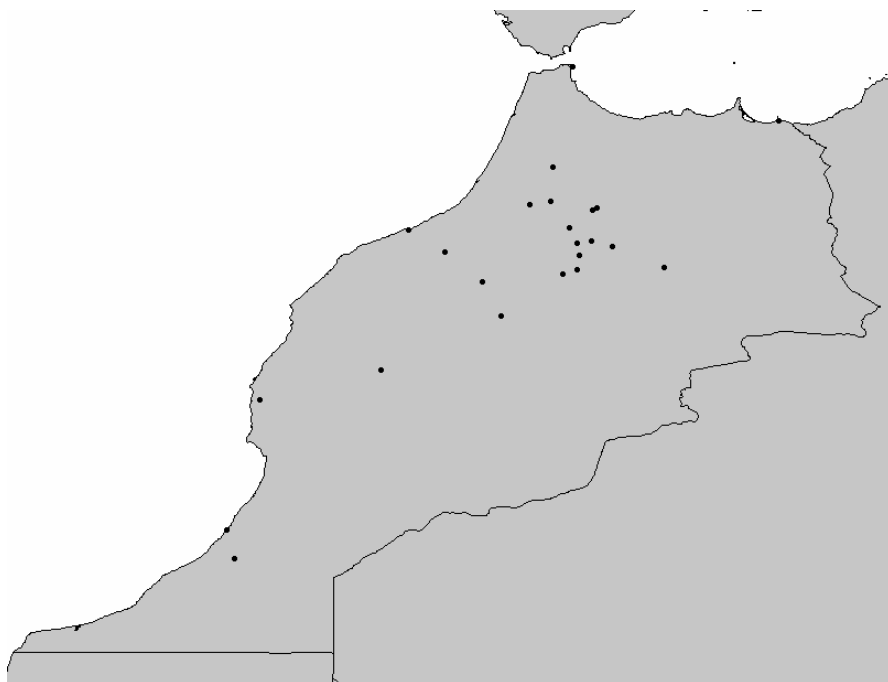


Fig. 45. Distribución de *Cheironitis furcifer* en Marruecos.

- **5.3.2.6.-** *Cheironitis hungaricus* ssp. *irroratus* (Rossi, 1790): 93,7 mgrs. de peso seco.

Martín-Piera (1987) distinguió, bajo la polimórfica especie *Cheironitis hungaricus*, cuatro subespecies con un rango de distribución parcialmente solapado; entre ellas, *Cheironitis irroratus* (Rossi, 1790). Si bien no todos los autores están conforme con ese estatus (Baraud, 1977, 1985 y 1992; Lumaret, 1990). Habilitada pues como subespecie (Martín-Piera y López-Colón, 2000), *Cheironitis hungaricus* ssp. *irroratus* poblaría el mediterráneo meridional (Martín-Piera, 1987; Lumaret, 1990): Península Ibérica, Italia meridional (Porta, 1932), Sicilia, Córcega, Cerdeña, Mallorca (Tenenbaum, 1915; de la Fuente, 1926; Báguena, 1967; Agoglitta, 2006), Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto, Siria, Cirenaica (costa noreste de Libia) y península del Sinaí (Schatzmayr, 1946; Kocher, 1958; Baraud, 1985; Martín-Piera, 1987; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En opinión de Martín-Piera y Lobo (1992) es muy posible su extinción en las Baleares.

En nuestro estudio sólo hemos recolectado un ejemplar, de este elemento surmediterráneo, en otoño (Fig.47), en hábitat de pastizal⁴³ (estación de Aguelmane-Azigza), a 1.560 metros de altitud (Fig.46). Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifra). Y Janati-Idrissi (2000), en la misma cordillera, entre los 287 y los 1.750 metros. Haloti *et al.* (2006), en el Marruecos noroccidental, han encontrado esta especie desde el litoral (Moulay Bousselham) hasta casi los 1.000 metros (Bab Taza), siendo particularmente abundante a 142 metros (Sidi Kacem). En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) lo registra entre los 287 y los 1.750 metros, entre marzo y septiembre: con un máximo poblacional en verano. Fatima (1995), por su parte, registra una fenología primavero-estival para la región de Fès-Saïs. Mohammed (1995) data una fenología primavero-estival en Sidi-Issa, región de Ifra (Medio Atlas). En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) registra la especie a 960 metros (Ain-Kerma), únicamente en julio. En la región de Ceuta (España), según Ruiz *et al.* (1993) y Ruiz (1995) el rango fenológico de esta especie abarca desde junio a octubre. Según este autor, se trata de una especie termófila que raramente se encuentra en altitud: esto podría explicar por qué sólo hallamos colectado un ejemplar, precisamente en la localidad situada a menor altura. La fenología estival también ha sido constatada por Lumaret (1990) en Córcega y por Ruano *et al.* (1988) en Albacete. Según Goidanich (1961a), la nidificación tiene lugar entre julio y septiembre.

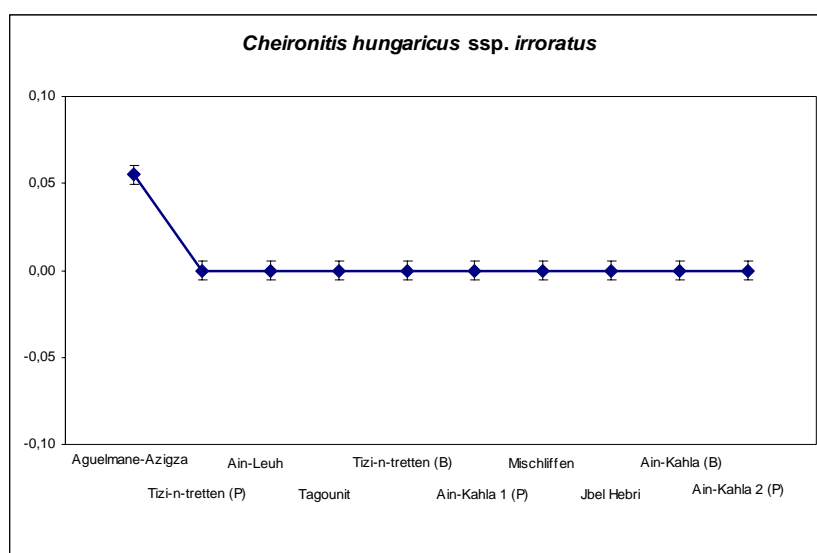


Fig. 46. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Cheironitis hungaricus ssp. irroratus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

⁴³ También en la Península Ibérica se decanta por los medios abiertos (Lobo, 2007).

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de esta especie (0,094 grs.) supone un 0,03 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,005 % del peso seco total.

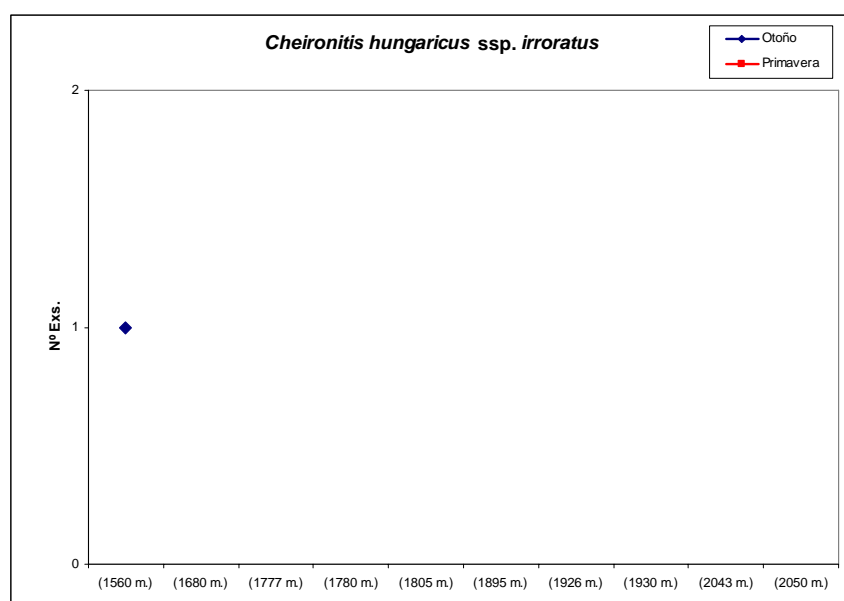


Fig. 47. Número de ejemplares de *Cheironitis hungaricus ssp. irroratus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a las referencias recopiladas (22 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos (Fig.48) *Cheironitis hungaricus ssp. irroratus* se distribuiría entre los 30,33 y los 35,72 N, es decir: desde la costa mediterránea hasta las estribaciones del Sahara. Longitudinalmente, entre Oujda y el litoral atlántico: entre 2,86 y 9,58 W. Es decir, coloniza todo Marruecos, conforme indican los registros de varios autores (Paulian & Villiers, 1939; Kadiri, 1989; Belaziz, 1995; Benslimane, 1995; Janati-Idrissi, 2000) salvo las regiones desérticas y con la restricción en altura ya comentada (Kocher, 1958; Baraud, 1985): aunque en nuestro muestreo fue colectada a 1.560 metros. En la región de Ceuta (España), según Ruiz *et al.* (1993), sería la segunda especie más abundante, después de otro paracóprido: *Euoniticellus fulvus*.

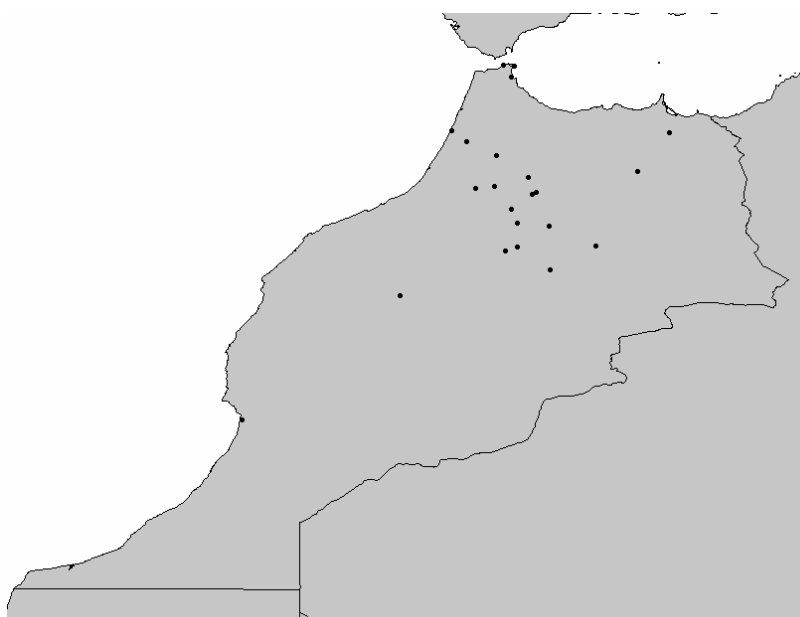


Fig. 48.
Distribución de
Cheironitis
hungaricus ssp.
irroratus en
Marruecos.

- **5.3.2.7.-** *Bubas bison* (Linnaeus, 1767): 161,6 mgrs. de peso seco.

Especie circunmediterránea, de corología mediterráneo-occidental (La Greca, 1964), registrada en: Península Ibérica, archipélago balear, Francia, Córcega, Cerdeña, Sicilia, Italia, antigua Yugoslavia, Albania, Grecia (Mikšić, 1956; Balthasar, 1963; Báguena, 1967; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992; Lobo y Martín-Piera, 1993; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoglitta, 2006), Marruecos, Argelia y Túnez (Mateu, 1959; Adam, 1979; Baraud, 1985; Tausin, 1990).

En el Atlas Medio hemos registrado la especie predominantemente en octubre (83,33 %, n = 6), pero también en primavera (Fig.50). Fatima (1995) lo registró, en Fès-Saïs, entre noviembre y marzo. Y Mohammed (1995), en la región de Ifran (Medio Atlas), entre noviembre y junio, con aisladas colectas en agosto. En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) lo registra entre noviembre y junio. En Ain-Kerma (Marruecos oriental), Kadiri (1989) únicamente registra la especie en febrero. La fenología otoñal, registrada en el presente estudio, coincide con la que *Bubas bison* presenta en Francia (Kirk, 1983; Lumaret & Kirk, 1991): de septiembre a mayo. Un ciclo univoltino (Klemperer, 1981) que oscila entre 7 y 11 meses. Por contra, en la Península Ibérica la fenología resulta inversa (Ruano *et al.*, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003): un máximo poblacional en primavera (marzo-abril) y un pico demográfico más atenuado en otoño (noviembre-diciembre). Sin embargo, en latitudes más meridionales (Cádiz), los dos máximos demográficos se dan en diciembre y en febrero (Ávila *et al.*, 1989). En el norte de África, la fenología se muestra claramente otoño-

invernal: diciembre a marzo en Ceuta (Ruiz, 1995); noviembre a marzo en Casablanca (Marruecos) (Aguesse & Bigot, 1979-80).

Sobre otra variable ambiental estudiada, esta especie muestra una marcada preferencia por el pastizal (83,33 %) frente al hábitat boscoso. Lo que coincide con las observaciones de Lumaret (1990) y Lobo (2007), para Francia y la Península Ibérica respectivamente, quienes encontraron una marcada decantación de *Bubas bison* hacia medios abiertos o sotobosques aclarados.

Altitudinalmente hemos colectado la especie entre los 1.777 (pastizal de Ain-Leuh) y los 1.930 metros de altitud (pastizal de Jbel Hebri), con un solo ejemplar capturado en hábitat de bosque (estación de Tizi-n-tretten): Fig.49. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifra). También en esta cordillera, en Sidi-Issa, Mohammed (1995) lo colecta a 1.200 metros. Según Kocher (1958) y Baraud (1985) en Marruecos coloniza hasta el Gran Atlas (cota de 2.000 metros). En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) la han registrado desde el litoral hasta los 940 metros. Y en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989) ha sido datado en la cota de los 960 metros (Ain-Kerma). En la Península Ibérica se comporta como una especie de baja altitud (Ávila y Pascual, 1988a; Rodríguez-Romo *et al.*, 1988); encontrándose desde áreas costeras hasta los pisos montanos, pero haciéndose menos frecuente a partir de los 1.200 metros (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Bubas bison* (0,969 grs.) supone un 0,31 % de la biomasa total de los paracópidos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,051 % del peso seco total.

Según nuestra recopilación de citas (42 localidades en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos *Bubas bison* se encontraría entre los 35,89 y los 29,55 N, y entre los 1,91 y los 9,72 W (Fig.51). Es decir, conforme indica Tauzin (1990), por todo el país.

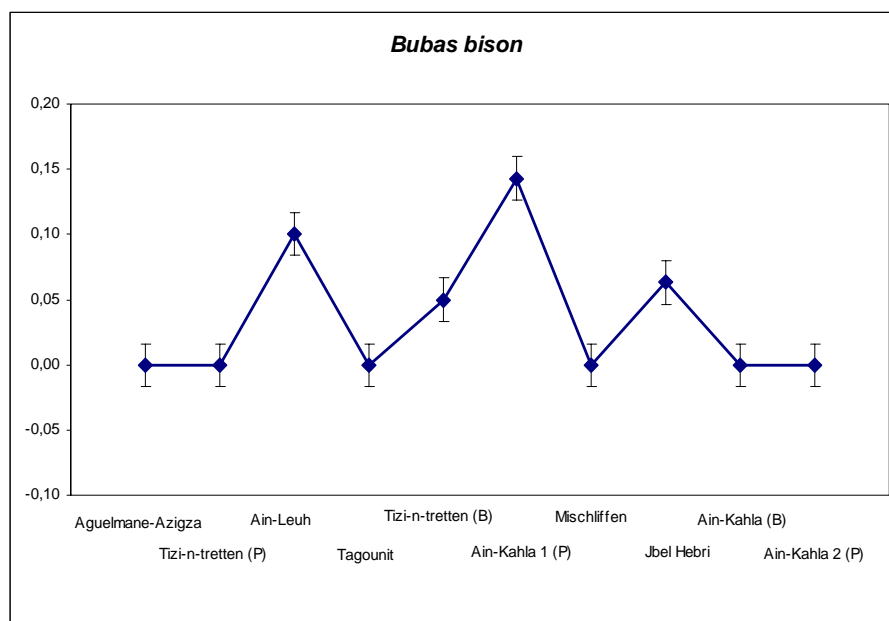


Fig. 49. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Bubas bison* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

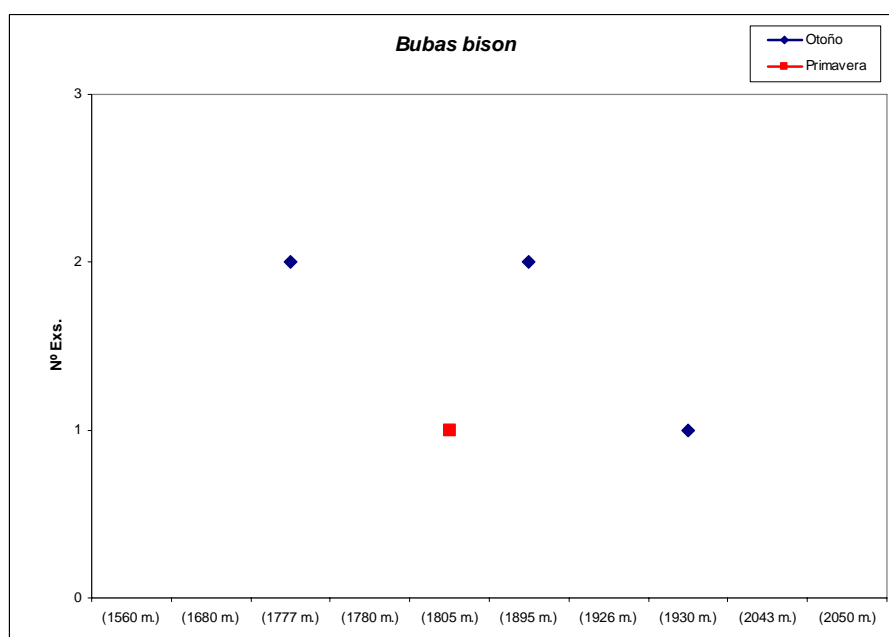


Fig. 50. Número de ejemplares de *Bubas bison* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

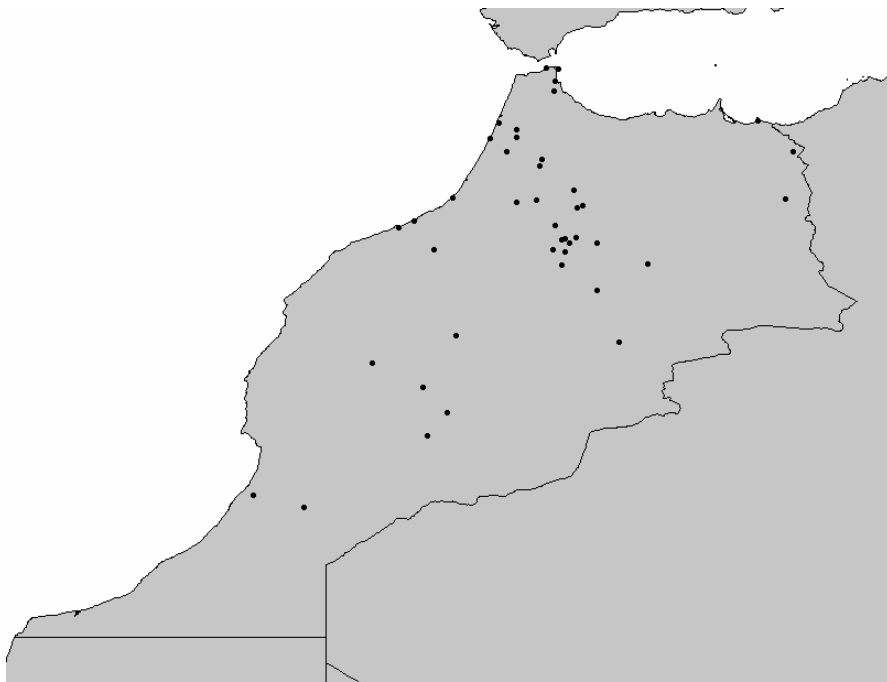


Fig. 51. *Distribución de Bubas bison en Marruecos.*

2.- Tribu *Oniticellini* Le Peletier & Serville, 1825 (familia *Scarabaeidae* Latreille, 1802).

Entre los paracópridos, se trata de la tribu, en el área de estudio (Tabla XIII), con menor riqueza (un género y una sola especie), abundancia (171 individuos) y relevancia en biomasa (4,275 gramos; un 1,352 % del peso seco total de los paracópridos).

- **5.3.2.8.-** *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777): 25 mgrs. de peso seco.

De amplia distribución euromediterráneo-turánica (La Greca, 1964), se encuentra repartida por toda Europa centromeridional e insular, hasta Crimea y el Cáucaso (Miedviedev, 1965; Báguena, 1967; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoglitta, 2006). Así como desde Asia Menor (Siria, Líbano e Irán) hasta el Turquestán (Balthasar, 1963). En el norte de África se encuentra en todo el Magreb, alcanzando Egipto (Baraud, 1985). De las tres especies, pertenecientes al género, comunes a Marruecos y a la Península Ibérica (Ávila *et al.*, 1993): sólo *Euoniticellus fulvus* ha sido localizada en nuestro muestreo.

Su fenología es primaveral (98,24 % de los efectivos, $n = 171$), tal como señala Janati-Idrissi (2000), aunque se colectaron unos pocos ejemplares en octubre (Fig.53). En Fès-Saïs (Fatima, 1995) también es exclusivamente primaveral. Y en Ifran (Medio Atlas) mayoritariamente primaveral, con una sola colecta en agosto (Mohammed, 1995). En la Península Ibérica se encuentra de marzo a noviembre, con un máximo demográfico entre marzo y agosto (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Bahillo de la Puebla, 1990; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003; Bahillo de la Puebla y Martínez-Porres, 2003; Baselga y Novoa, 2004); si bien otros autores señalan un pico poblacional a comienzos de la primavera y otro en verano (Galante, 1979; Ávila y Pascual, 1988a). Fenología primavera-otoño también señalada por Paulian (1959) y Paulian & Baraud (1982) para Francia. En la región de Ceuta (España) la fenología también es primavera-estival (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz 1995), pudiendo encontrarse adultos entre marzo y octubre. Su ciclo biológico es univoltino.

Respecto al hábitat predilecto, esta especie se decanta por el pastizal (80,70 % de los ejemplares), encontrándose con menos frecuencia en localidades boscosas. Su presencia en hábitats boscosos se incrementa con la altitud, a 1.780 y 1.895 metros sólo se colectaron dos individuos, pero a 2.043 (estación de Ain-Kahla) se capturaron 31. Por el contrario, en el pastizal parece más abundante hasta los 1.926 metros (un 98,55 % de los ejemplares ligados a los medios abiertos), prácticamente desapareciendo a 1.930 (sólo dos capturas). Esta preferencia por los biomas herbáceos, medios abiertos y cálidos, también ha sido constatada en diversas regiones mediterráneas de Europa (Lumaret & Kirk, 1987; Galante *et al.*, 1991; Martín-Piera *et al.*, 1992; Lobo, 2007).

La distribución altitudinal de *Euoniticellus fulvus*, en las diez localidades muestreadas, refleja un rango que abarca desde los 1.560 hasta los 2.043 metros (Fig.52). Límite que coincide con el señalado por Kocher (1958) y Baraud (1985) para Marruecos o por Martín-Piera y López-Colón (2000), como óptimo, para la Península Ibérica, si bien en Sierra Nevada puede llegar a los 2.500 metros (Ávila y Pascual, 1988a). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifan). Mohammed (1995), por su parte, a 1.200 metros en la región de Ifran (Medio Atlas). Sin embargo, en el muestreo realizado por Haloti *et al.* (2006), en el Marruecos noroccidental, se encuentra desde áreas litorales hasta la media montaña (940 metros). Cota próxima a la señalada por Kadiri (1989) para Berguent, en el Marruecos oriental. Por su parte, Ruiz (1995) lo ha registrado en la región litoral de

Ceuta (España). Por tanto, su amplia repartición altitudinal abarcaría desde la costa hasta la alta montaña. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 100 hasta los 1.450 metros (Pittioni, 1940; Mikšić, 1957; Zacharieva, 1965a; Lobo *et al.*, 2007).

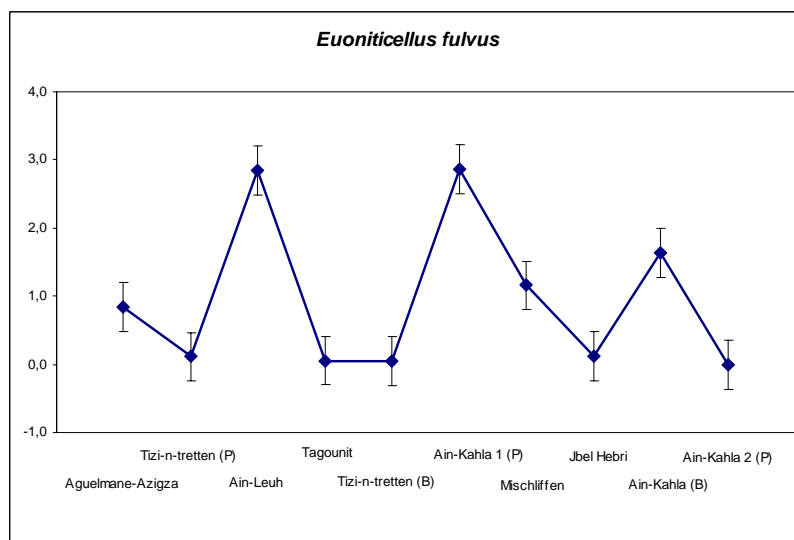


Fig. 52. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Euoniticellus fulvus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Euoniticellus fulvus* (4,275 grs.) supone un 1,352 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,222 % del peso seco total.

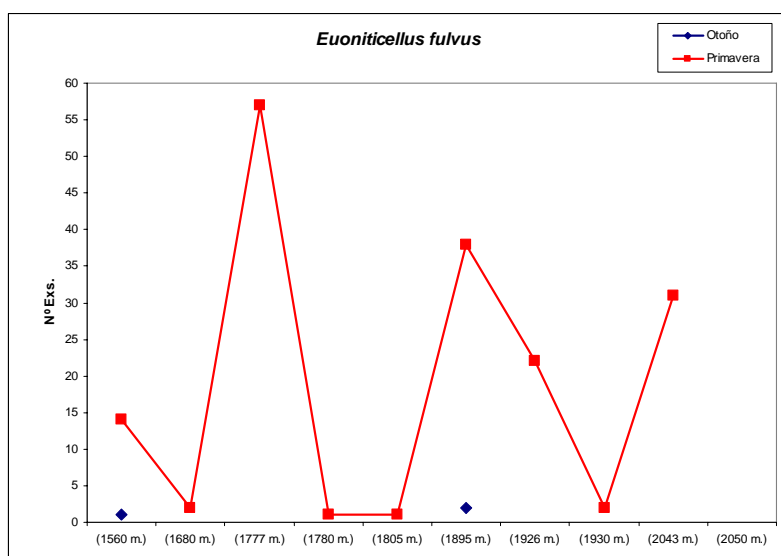


Fig. 53. Número de ejemplares de *Euoniticellus fulvus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Los registros bibliográficos de que disponemos (43 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), nos indican que esta especie se distribuye entre los 30,36 y los 35,17 N y entre los 2,02 y los 9,61 W (Fig.54). Es decir: entre la costa mediterránea y

el Sahara, y entre Oujda y el litoral atlántico. Es una especie muy común en Marruecos (Tauzin, 1990). Ruiz *et al.* (1993) la consideran la especie más común, entre las comunidades de Escarabeidos coprófagos, en la región de Ceuta (España).

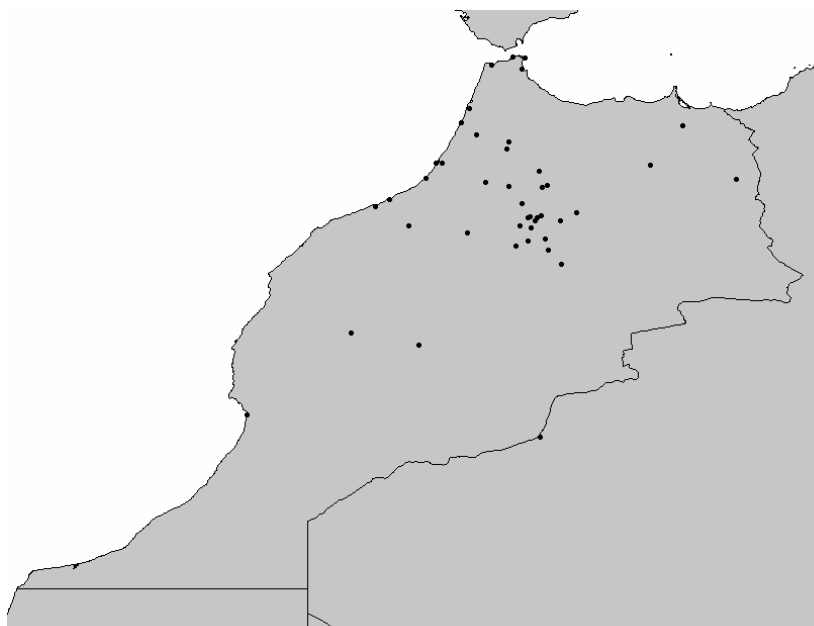


Fig. 54.
*Distribución
de Euonitice-
illus fulvus en
Marruecos.*

3.- Tribu *Onthophagini* Latreille, 1802 (familia *Scarabaeidae* Latreille, 1802).

Se trata de la tribu con mayor riqueza en el área de estudio: tres géneros y catorce especies (Tabla XIII). Asimismo, los *Onthophagini* son la tribu dominante en abundancia (9.814 ejemplares) y en biomasa (197,374 gramos: un 62,43 % del peso total de los paracópidos).

- **5.3.2.9.-** *Caccobius schreberi* (Linnaeus, 1758): 7 mgrs. de peso seco.

Elemento euroturánico (La Greca, 1964) con una amplia distribución en Europa, alcanzando Escandinavia (Baraud, 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000), presente también en Córcega (Paulian & Baraud, 1982) y Sicilia (Agoglitta, 2006). En Asia hasta Kazajstán y Turquestán (Lumaret, 1990). Presente, asimismo, en toda el África paleártica, desde Marruecos hasta Egipto (Baraud, 1985). Ampliamente distribuida en la Península Ibérica, pero ausente en las Islas Baleares (Martín-Piera, 1984).

En el Medio Atlas lo hemos localizado preferentemente en primavera (98,75 %, n = 80), con una única colecta en otoño (Fig.56). Fenología primaveral coincidente con la datada por Fatima (1995) y Janati-Idrissi (2000) en Fès-Saïs. En Sidi-Issa, región de

Ifra (Medio Atlas), la fenología datada es exclusivamente primaveral (Mohammed, 1995). Como señalan Martín-Piera y López-Colón (2000) su actividad estacional comienza en primavera, prologándose durante el verano, más raramente en el otoño: en lo que coinciden Paulian (1959), Paulian & Baraud (1982), Bahillo de la Puebla *et al.* (1988), Ruano *et al.* (1988). En la Península Ibérica puede presentar dos máximos demográficos, uno en primavera y otro en verano (Galante, 1979; Martín-Piera, 1984; Bahillo de la Puebla, 1990). En la región de Ceuta (España) se muestra activo entre marzo y agosto (Ruiz, 1995). Idéntica fenología presenta en Cádiz (Ávila *et al.*, 1989). En la Francia mediterránea se encuentra entre primavera y otoño (Lumaret & Kirk, 1987).

Caccobius schreberi no parece mostrar una preferencia clara por el pastizal o por el bosque, siendo el número de ejemplares colectados en hábitats abiertos ligeramente superior al hallado en los cerrados (46 frente a 34, respectivamente). En la Península Ibérica si parece decantarse por los medios abiertos (Galante *et al.*, 1991; Lobo, 2007). En Francia (Lumaret & Kirk, 1987) se decanta por la garriga⁴⁴ baja.

En el área de estudio, su distribución altitudinal abarca desde los 1.560 hasta los 2.050 metros (Fig.55), habiéndose recolectado en nueve de las diez estaciones, excepto en el pastizal de Mischliffen. Los efectivos decrecen tanto a menor altitud como en cotas más altas, siendo mayores entre los 1.895 metros (estación de Ain-Kahla: pastizal) y los 2.043 metros (estación de Ain-Kahla: bosque). En Marruecos, según Kocher (1958), no superaría los 1.600 metros en el Atlas Medio: cota ampliamente superada en nuestro muestreo. Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.750 metros (Boulemane). En esta última región, concretamente en Sidi-Issa, Mohammed (1995) colectó la especie a 1.200 metros. Se trata de una especie eminentemente montana, como corroboran las escasas capturas en zonas litorales (Ruiz, 1995; Haloti *et al.*, 2006). En el Marruecos noroccidental, estos últimos autores registraron sus máximos demográficos en Bab Taza, a 940 metros de altitud. En la Península Ibérica su límite altitudinal crece hacia el sur: 1.700 metros en el Sistema Central (Lobo, 1992b); 2.200 en Sierra Nevada (Ávila y Pascual,

⁴⁴ Según Lumaret & Kirk (1987): “*formación mediterránea de matorral esclerófilo, correspondiente a una situación kárstica de baja altitud (200 a 400 metros), con una vegetación dominada por la encina verde (Quercus ikex L.), en condiciones climáticas mediterráneas típicas (invierno fresco y húmedo, verano cálido y seco)*”.

1988a). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 150 hasta los 2.000 metros (Pittioni, 1940; Mikšić, 1957; Zacharieva, 1965a; Lobo *et al.*, 2007b).

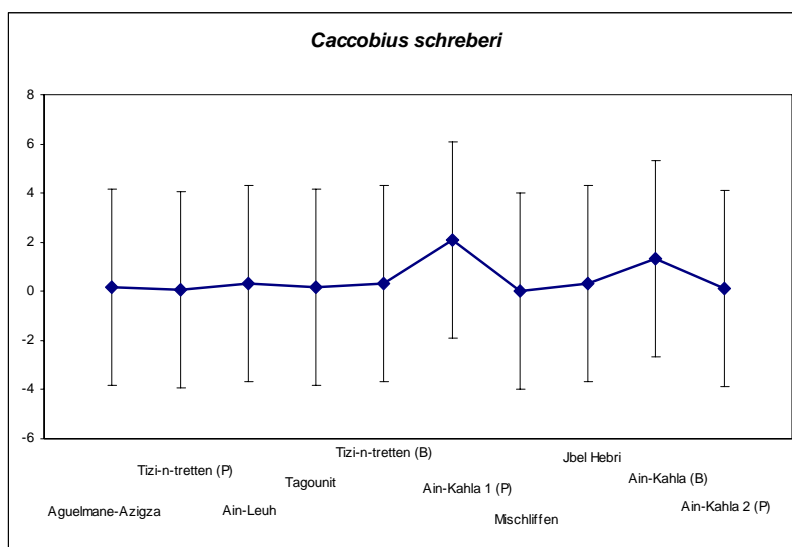


Fig. 55. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Caccobius schreberi* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Caccobius schreberi* (0,56 grs.) supone un 0,177 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,029 % del peso seco total.

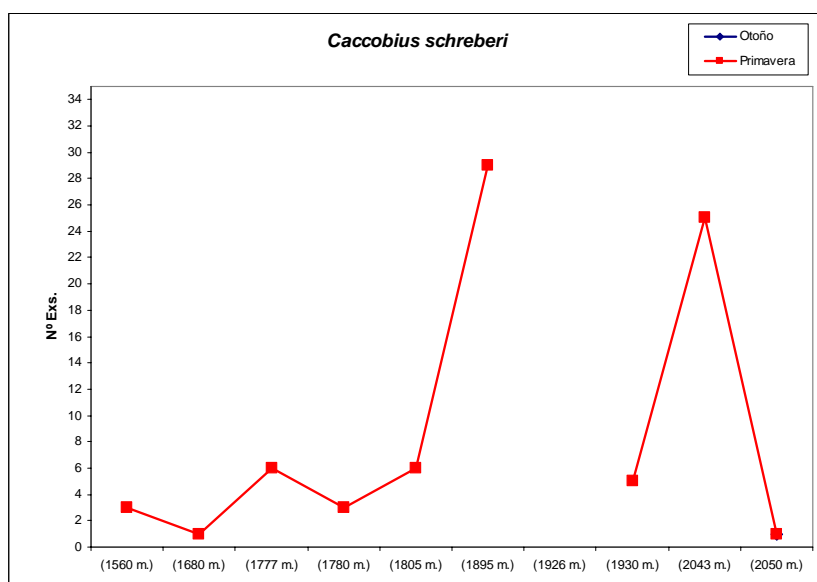


Fig. 56. Número de ejemplares de *Caccobius schreberi* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Las citas recopiladas (46 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Caccobius schreberi* se encuentra entre los 30,92 y los 35,89 N (desde la costa mediterránea hasta regiones presaharianas), y entre

los 1,91 y 7,76 W (desde Oujda hasta el litoral septentrional atlántico) (Fig.57). Se trata, en fin, de una especie bien repartida por todo Marruecos (Tauzin, 1990).

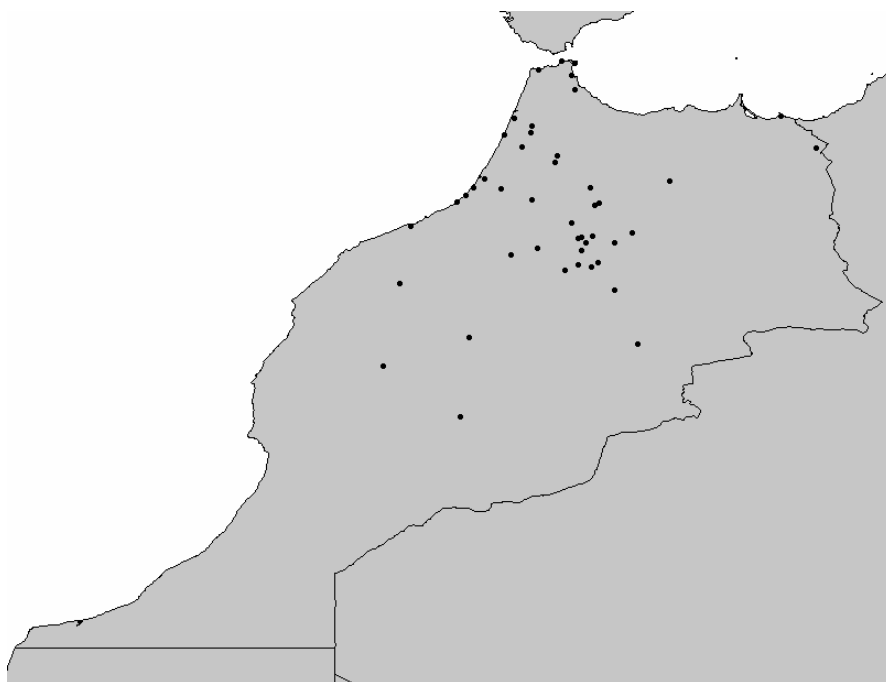


Fig. 57.
*Distribución
de Caccobius
schreberi en
Marruecos.*

- **5.3.2.10.-** *Euonthophagus crocatus* (Mulsant & Godart, 1870): 22,1 mgrs. de peso seco.

La distribución paleártica de esta especie, de corología magrebí (La Greca, 1964), parece quedar restringida al Magreb (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) (Baraud, 1985 y 1992; Schoolmeesters, 1995), además de Sicilia y Calabria (extremo sur de la península Itálica) (Ahrens, 1994). Si bien varios autores (d'Orbigny, 1898; Cobos, 1949; Báguena, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1993) mantienen citas para la Península Ibérica, la falta de recientes registros las hacen dudosas, cuando no -si acaso- revelan una posible extinción (Martín-Piera, 1983 y 1984; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Nuestro estudio muestra que la fenología de la especie (Fig.59), en el Medio Atlas, resulta manifiestamente primaveral (99,90 % de los individuos, n = 2.070), con una mínima representación en otoño (2 ejemplares frente a 2.068). Fenología coincidente con la hallada por Janati-Idrissi (2000) en el Medio Atlas, y por Kadiri (1989) en el Marruecos oriental: máximos poblacionales entre abril y mayo, mínimos en febrero y julio. En Fès-Saïs, Fatima (1995) recolectó la especie entre febrero y mayo; coincidiendo con los datos obtenidos por Mohammed (1995) en Sidi-Issa (región de Ifran, Medio Atlas). La aparición de escasos individuos en otoño, en octubre o noviembre, no parece ser un fenómeno extraño en el área magribínica (Ruiz, 1995). Martín-Piera

(1984) considera la fenología de esta especie, en Marruecos, claramente invierno-primaveral. En Ceuta (España) se muestra más primavero-estival (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995), con un máximo poblacional entre marzo y abril, mostrándose activos los adultos hasta agosto.

En el Atlas Medio, preferentemente la hemos colectado en biomas abiertos (87,27 % de los efectivos), con una menor representación en áreas boscosas (263 ejemplares). En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) y en la Península Ibérica (Lobo, 2007) también se decanta por hábitats herbáceos.

En nuestro muestreo y, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Euonthophagus crocatus* (45,747 grs.) supone un 14,47 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 2,377 % del peso seco total. Se trata del tercer paracóprido en importancia, por lo que se refiere a la biomasa, en la comunidad coprófaga estudiada: la sexta especie en importancia, entre el total. Entre los paracópridos, es la especie dominante, en biomasa (Tabla VII), en las estaciones de Aguelmane-Azigza (1.560 metros) y Ain-Kahla (1.895 metros); la segunda en Ain-Leuh (1.777 metros).

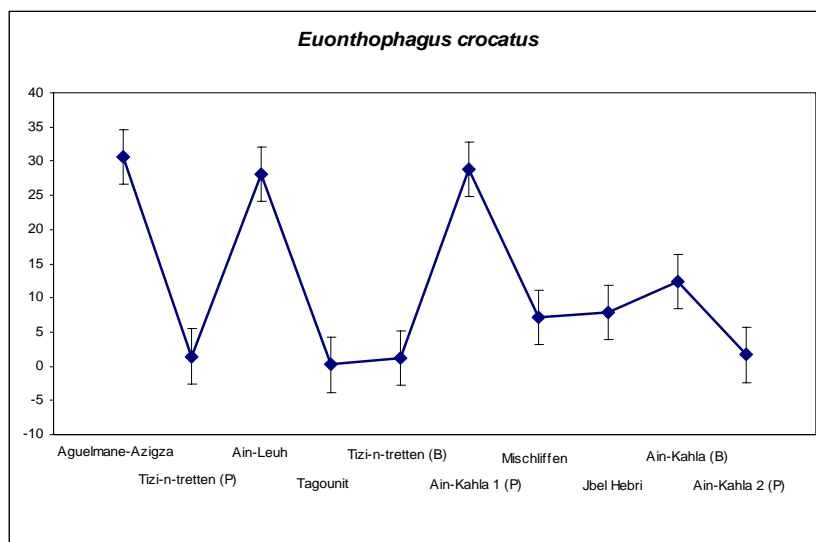


Fig. 58.
Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Euonthophagus crocatus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Euonthophagus crocatus se distribuye, altitudinalmente, a lo largo de las diez estaciones muestreadas: desde los 1.560 hasta los 2.050 metros (Fig.58). No pareciendo mostrar preferencia por un determinado rango de cotas. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifiran). Y

Mohammed (1995) a 1.200 metros en Ifran, en la misma cordillera. Por su parte, Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, señala esta especie para la cota de los 960 metros (Ain-Kerma). A tenor de los datos ofrecidos por Haloti *et al.* (2006), en Marruecos parece clara su preferencia montana.

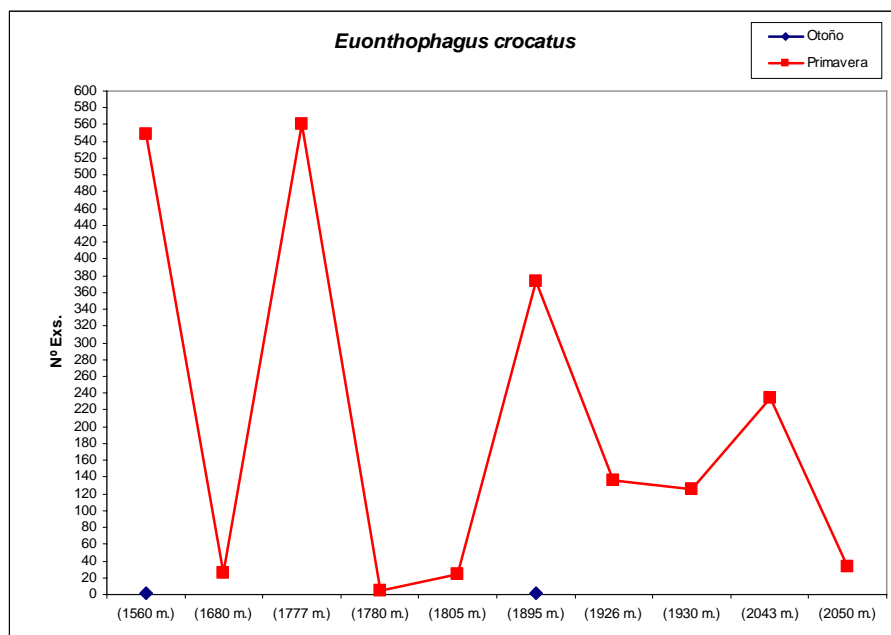


Fig. 59. Número de ejemplares de *Euonthophagus crocatus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Conforme a nuestra recopilación de datos (47 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), este elemento magrebí se distribuiría por todo el país (Fig.60), exceptuando las regiones saharianas, conforme indican Kocher (1958) y Baraud (1985): latitudinalmente se encuentra entre los 29,7 y los 35,91 N; longitudinalmente entre los 1,93 y los 9,71 W.

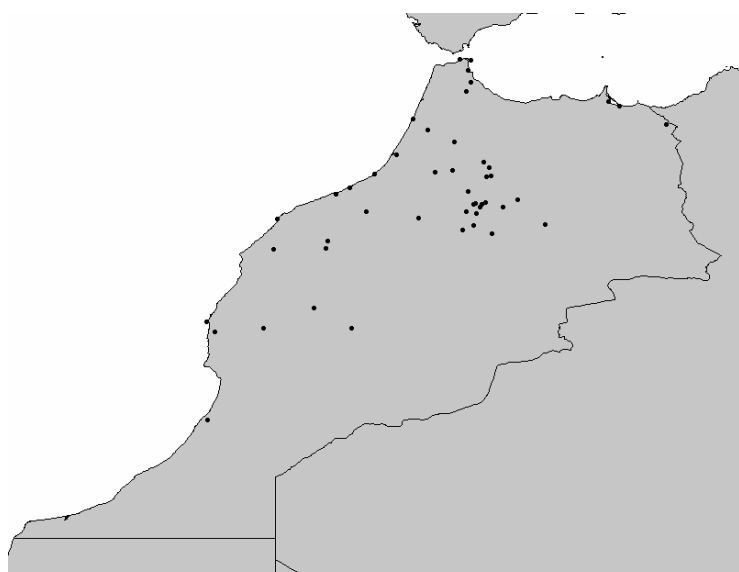


Fig. 60. Distribución de *Euonthophagus crocatus* en Marruecos.

- **5.3.2.11.-** *Onthophagus (Parentius) atricapillus* D'Orbigny, 1908: 5 mgrs. de peso seco.

Se trata de una especie cuya corología se restringe a Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1985 y 1987; Martín-Piera, 1986; Ruiz, 1995). Su estatus taxonómico resulta incierto y ha sido ampliamente debatido. Mientras que Baraud (1985, 1987 y 1992) la considera una especie válida; para Martín-Piera (1986) se trataría de una subespecie de *Onthophagus punctatus*.

En el área de estudio la fenología de este elemento magrebí (La Greca, 1964) es predominantemente otoñal (96,27 % de los individuos, n = 295), con una relictica representación en mayo (Fig. 62). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) exclusivamente lo registró en febrero. La misma fenología ha sido registrada por Ruiz (1995) en la región de Ceuta (España). Sin embargo, en Agadir ha sido colectado en marzo (Baraud, 1987). Y es que, en opinión del citado autor, podría tratarse de una especie bivoltina. En la Península Ibérica, la fenología de *Onthophagus punctatus* resulta primaveral, excepto en las áreas donde se asocia a las heces de conejo, donde pasa a ser otoñal (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Su hábitat predilecto es el pastizal (98,64 % de los efectivos): sólo colectamos cuatro ejemplares en dos de las tres estaciones correspondientes a áreas boscosas. Si bien se encuentra entre ambos extremos altitudinales del muestreo realizado (Fig. 61), parece ser más abundante en la cota menor (1.560 metros, estación de Aguelmane-Azigza: 70'85 % de las capturas). A partir de los 1.926 metros (estación de Mischliffen) la especie se hace más escasa. Esta distribución altitudinal coincide con la señalada por Kocher (1958) y Baraud (1985) para el Atlas Medio. Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo han registrado, en el Medio Atlas, únicamente a 1.660 metros (Boulemane). En el resto del Magreb, puede alcanzar zonas litorales (Ruiz, 1995).

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño) el peso seco de las colectas de *Onthophagus atricapillus* (1,475 grs.) supone un 0,466 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,077 % del peso seco total.

En Marruecos (Fig. 63), longitudinalmente (18 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) se encuentra entre los 30,33 y los 35,78 N: desde las estribaciones del Sahara hasta, puntualmente, la costa mediterránea. Longitudinalmente entre los 4,25 y los 9,58 W: entre el Rif y Agadir.

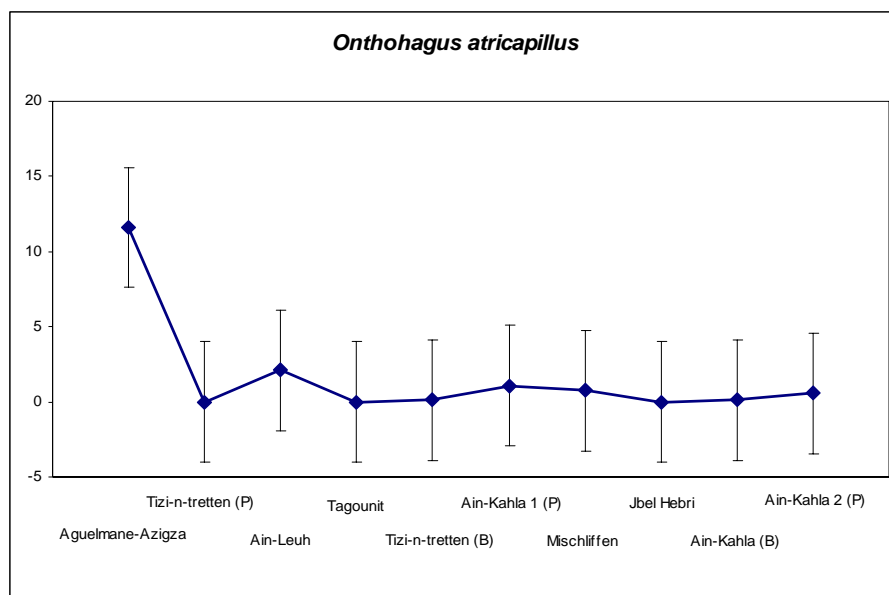


Fig. 61. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus atricapillus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

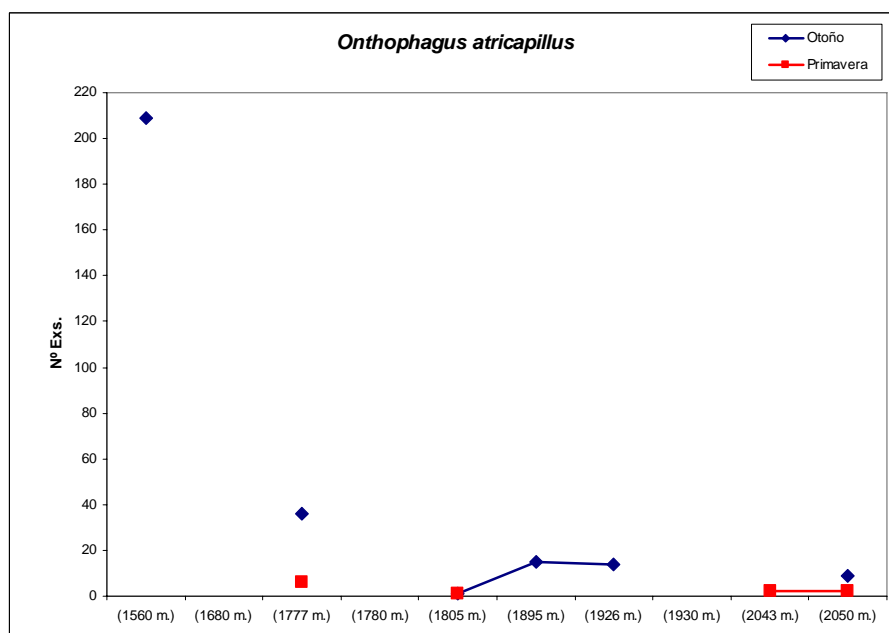


Fig. 62. Número de ejemplares de *Onthophagus atricapillus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

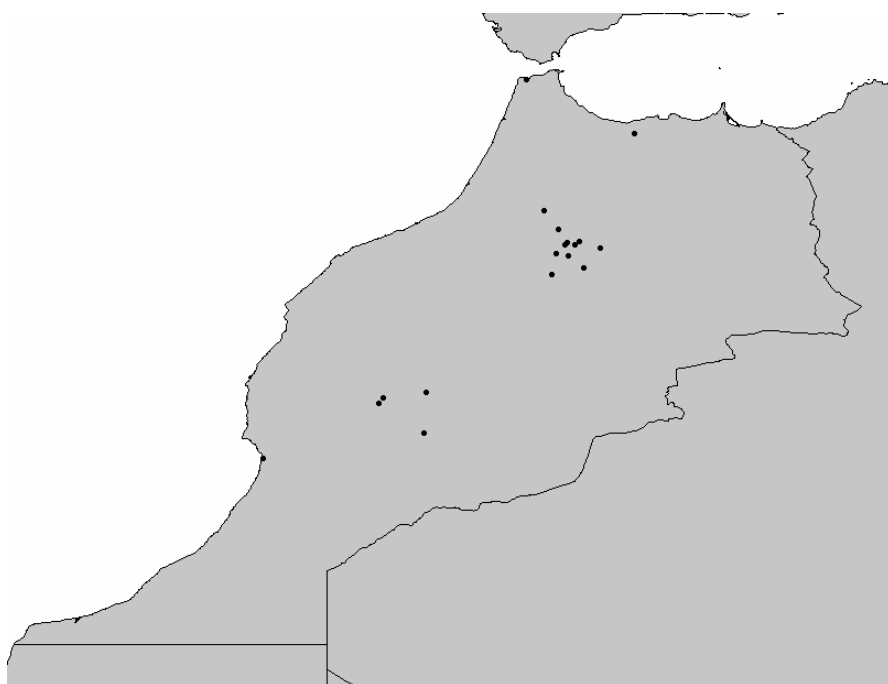


Fig. 63. Distribución de *Onthophagus atricapillus* en Marruecos.

- **5.3.2.12.-** *Onthophagus (Parentius) punctatus* ssp. *hispanicus* Baraud, 1963: 7 mgrs. de peso seco.

Existe una cierta controversia en torno al estatus taxonómico de *Onthophagus atricapillus*, como ya comentábamos, así como sobre la presencia de esta en Marruecos. En opinión de Baraud (1985), las citas marroquíes de *Onthophagus punctatus* corresponderían, en realidad, a *Onthophagus atricapillus*. Si bien este mismo autor mantiene la distribución ibero-marroquí (únicamente en Tánger) de *Onthophagus punctatus*. Según Martín-Piera (1986) se trataría de un endemismo ibérico. Sin entrar en disquisiciones taxonómicas, en este estudio optamos por tratar separadamente ambos taxa (*Onthophagus atricapillus* y *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus*), por cuanto observamos una clara diferenciación morfológica entre los ejemplares capturados de ambos taxones en discusión.

Sólo registramos dos ejemplares en primavera (Fig. 65), fenología que concuerda con la datada en la Península Ibérica (Galante *et al.*, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000), donde también puede mostrar un máximo demográfico en otoño (Martín-Piera, 1984) y encontrarse hasta en diciembre (Bahillo de la Puebla, 1990). Ejemplares

colectados exclusivamente en los dos pastizales⁴⁵ de menor altura (Aguelmane-Azigza a 1.560; Tizi-n-tretten a 1.680 metros) (Fig.64). Mientras que *Onthophagus atricapillus* se muestra como una especie relativamente común y frecuente, *Onthophagus punctatus* es poco abundante, tal como sucede en la región de Ceuta (Ruiz, 1995).

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus* (0,014 grs.) supone un 0,004 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,0007 % del peso seco total.

Si bien las citas son escasas y puntuales (14 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), salvando la mencionada discusión taxonómica, en Marruecos *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus* se distribuiría entre la ribera mediterránea y la cordillera del Atlas (30,33 a 35,91 N), en longitud entre el Rif y la costa atlántica (4,25 a 9,77 W) (Fig.66).

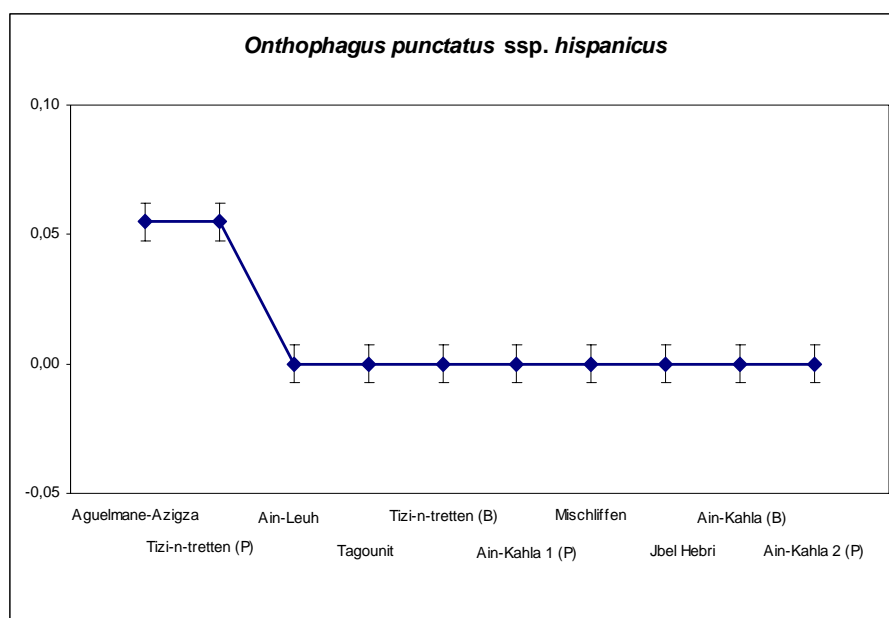


Fig. 64. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

⁴⁵ En la Península Ibérica es característico de biomas herbáceos (Lobo, 2007).

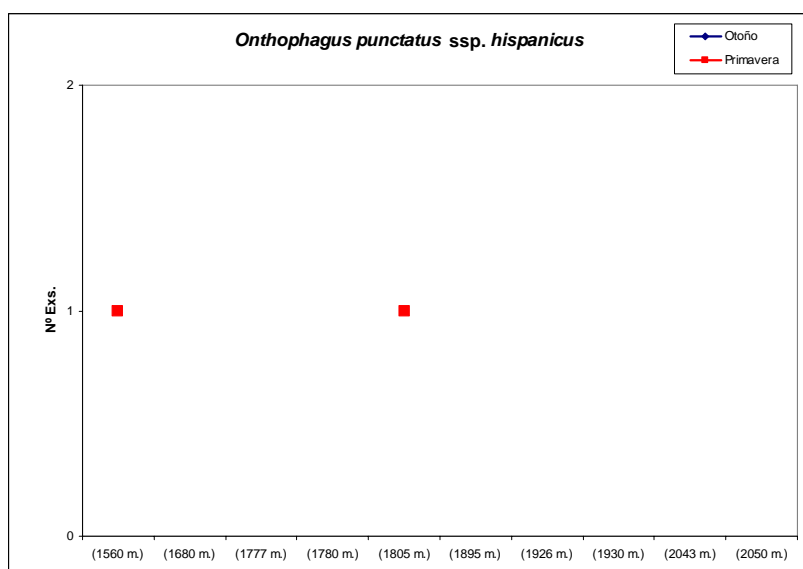


Fig. 65. Número de ejemplares de *Onthophagus punctatus ssp. hispanicus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

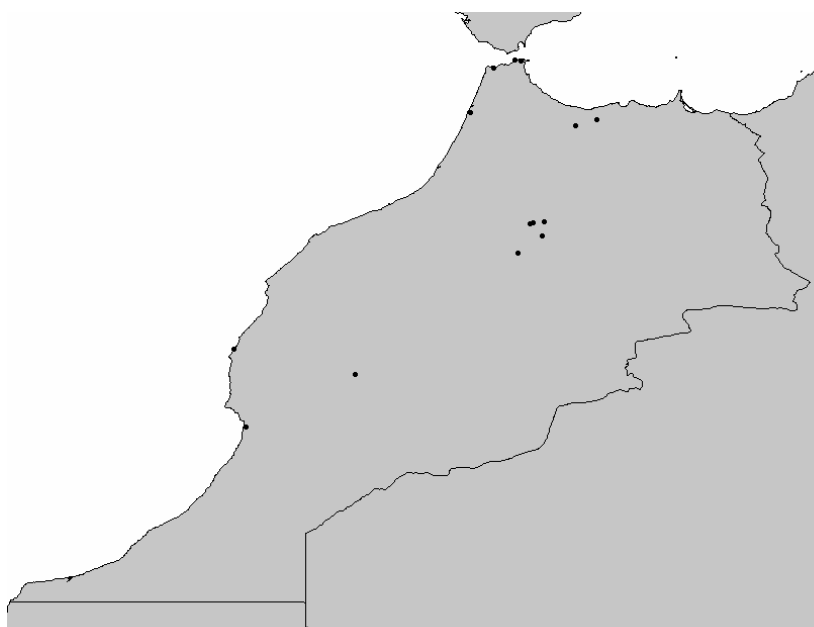


Fig. 66. Distribución de *Onthophagus punctatus ssp. hispanicus* en Marruecos.

- **5.3.2.13.-** *Onthophagus (Trichonthophagus) hirtus* (Illiger, 1803): 11,5 mgrs. de peso seco.

Endemismo íbero-marroquí (Baraud, 1985 y 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En la Península Ibérica, este elemento íbero-magrebí (La Greca, 1964), parece ocupar la franja meridional; aunque existen citas de la septentrional (Seabra, 1907; de la Fuente, 1926; Ladeiro, 1950) que no han sido confirmadas.

En el Atlas Medio es una especie eminentemente primaveral (99,32 % de los ejemplares, n = 1.610), con sólo 11 capturas en octubre (Fig.68). Datos que coinciden con los aportados por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. Fatima (1995), en

Fès-Saïs, señala una fenología invierno-primaveral. En la Península Ibérica, también sería primaveral (Martín-Piera, 1984; Ávila *et al.*, 1989a; Hidalgo *et al.*, 1998b). Asimismo, según nuestro estudio, muestra una marcada preferencia por los biomas abiertos (79,19 %) frente a los cerrados; tal como sucede en la Península Ibérica (Lobo, 2007).

Su rango de distribución altitudinal abarca, en el área de estudio, desde los 1.560 hasta los 2.050 metros (Fig.67): encontrándose en todas las localidades, tanto de pastizal como de bosque. Los máximos poblacionales se dan entre los pastizales de Ain-Leuh (1.777 metros) y los cedrales de Ain-Kahla (2.043 metros). Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifiran). En el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006) se muestra más abundante en cotas bajas, entre los 58 (Souk El Arbaa) y los 142 metros (Sidi Kacem). En la Península Ibérica sólo alcanza los 1.000 metros (Hidalgo y Cárdenas, 1994).

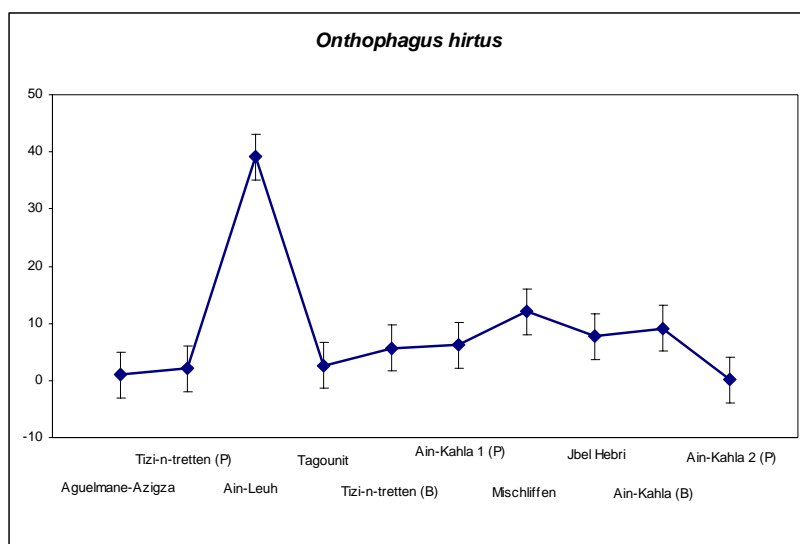


Fig. 67. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus hirtus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus hirtus* (18,515 grs.) supone un 5,856 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,962 % del peso seco total.

En base a las referencias recopiladas (29 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se encontraría entre los 31,28 y los 35,78 N y entre los 4,96 y los 9,77 W (Fig.69). Es decir: desde el litoral mediterráneo hasta el Atlas, y desde el Medio Atlas hasta la costa atlántica.

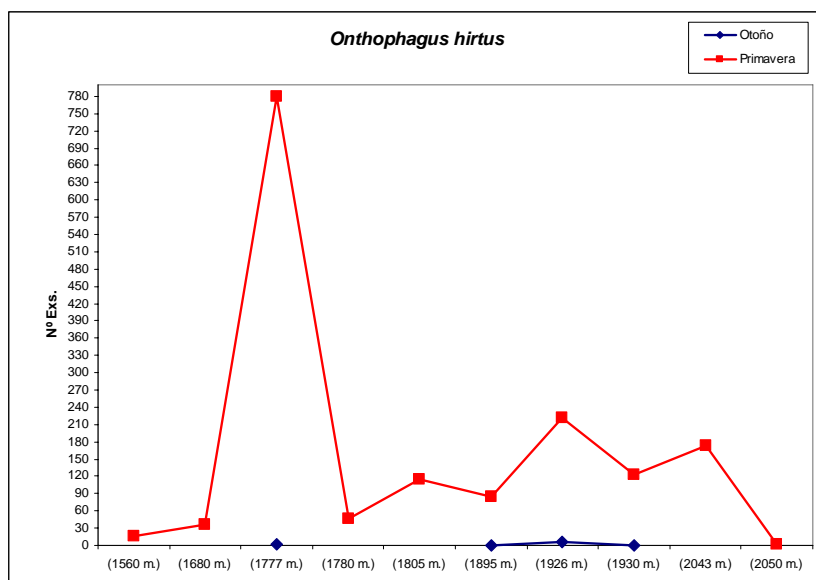


Fig. 68. Número de ejemplares de *Onthophagus hirtus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

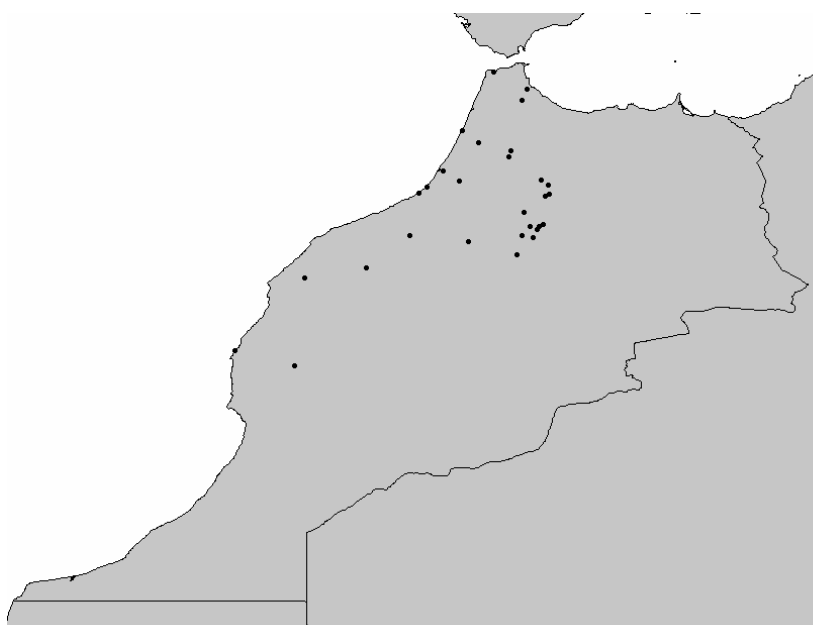


Fig. 69. Distribución de *Onthophagus hirtus* en Marruecos.

- **5.3.2.14.-** *Onthophagus (Palaeonthophagus) latigena* d'Orbigny, 1897: 8 mgrs. de peso seco.

Otro endemismo ibero-marroquí (La Greca, 1964): propio de la mitad centro-meridional peninsular (Baraud, 1985 y 1992; Sandoval y Ávila, 1989; Martín-Piera y López-Colón, 2000), con recientes registros en la meseta leonesa (Delgado y Salgado, 1982). En Marruecos alcanzaría las estribaciones occidentales de la cordillera del Atlas (Baraud, 1985).

En el muestreo realizado en el Atlas Medio sólo colectamos un individuo en mayo en zona de pastizal (estación de Ain-Leuh, a 1.777 metros de altitud) (Figs.70 y

71). En España su fenología es otoño-invernal (Ruano *et al.*, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000), si bien parte de los adultos pueden emerger en abril (Ávila *et al.*, 1988b). En cuanto a su distribución altitudinal, en Iberia, se sitúa entre los 600 y los 1.000 metros, pudiendo alcanzar los 1.480 (Ruano *et al.*, 1988). Su hábitat dominante, en la Península Ibérica, es el encinar termomediterráneo (Martín-Piera, 1984)⁴⁶.

Dos hechos podrían explicar la captura de un solo ejemplar en el Atlas Medio. En primer lugar: que si, tal como sucede en la Península Ibérica, *Onthophagus latigena* realizase la puesta en noviembre, parte de los adultos emergerían en abril (mínimo demográfico) y el resto en otoño (máximo demográfico), como señalan Ávila *et al.* (1988b) y Martín-Piera y López-Colón (2000). La otra explicación radicaría en la extrema especialización trófica de esta especie, al menos en la Península Ibérica, hacia el excremento de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). En nuestro muestreo empleamos como cebo el de bovino.

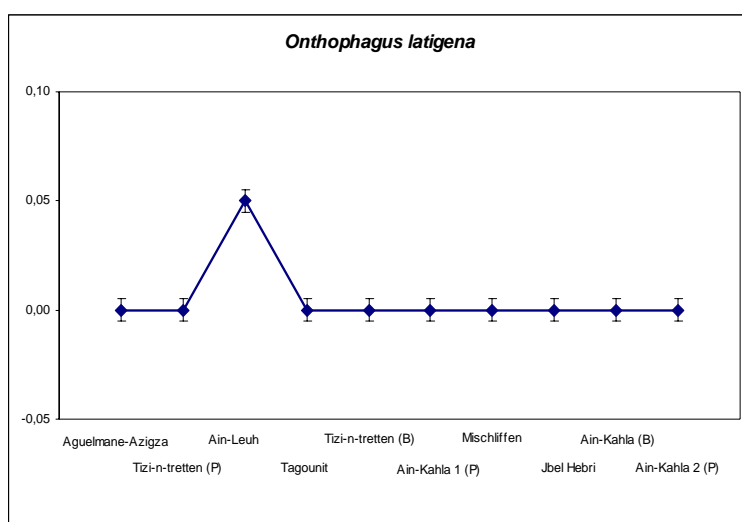


Fig. 70. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus latigena* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus latigena* (0,008 grs.) supone un 0,003 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,0004 % del peso seco total.

Según nuestra matriz de datos (8 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), aun siendo escasos para esta especie en Marruecos, parecen concluyentes. *Onthophagus latigena* se localizaría entre los 33,02 y los 34,25 N y entre los 3,97 y 5,38 W (Fig.72). Es decir: concretamente en el Medio Atlas marroquí.

⁴⁶ Según Lobo (2007), se presenta mayormente en medios abiertos.

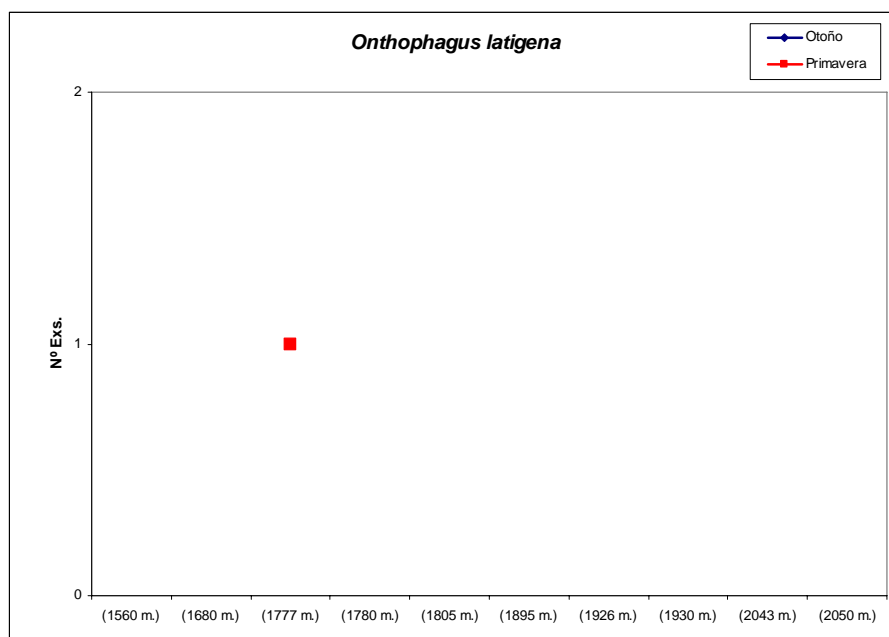


Fig. 71. Número de ejemplares de *Onthophagus latigena* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

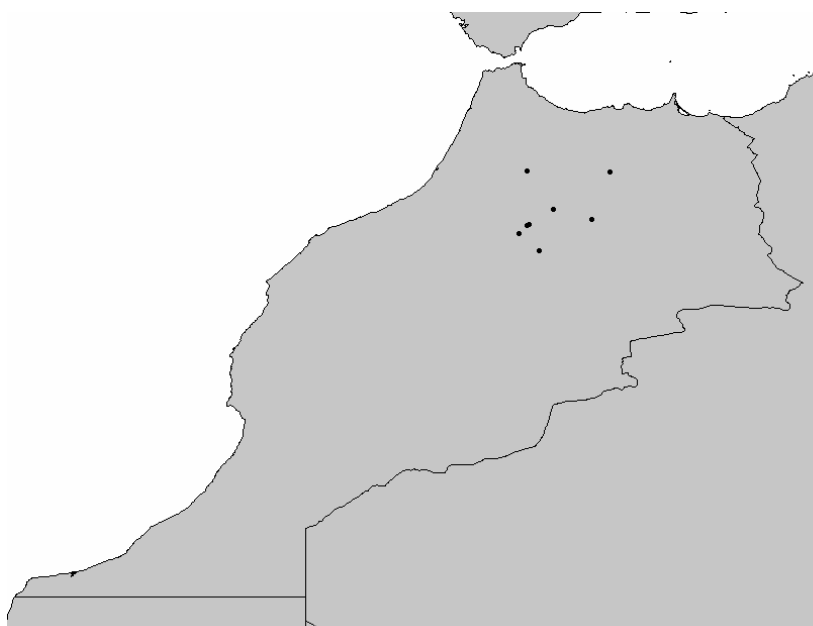


Fig. 72. Distribución de *Onthophagus latigena* en Marruecos.

- **5.3.2.15.-** *Onthophagus (Trichonthophagus) maki* (Illiger, 1803): 10 mgrs. de peso seco.

Elemento propio de climas mediterráneos (Kirk & Ridsdill-Smith, 1986), su distribución mediterráneo-occidental (La Greca, 1964) y norteafricana engloba: Península Ibérica (España y Portugal), Francia, Italia y el Magreb (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) (d'Orbigny, 1898; Mateu, 1950; Kocher, 1958; Paulian & Baraud, 1982; Martín-Piera, 1984; Baraud, 1985 y 1992; Tauzin, 1990; Ruiz, 1995; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En el área de estudio presenta una fenología marcadamente primaveral (99,45 % de los ejemplares, $n = 1.642$), con sólo nueve individuos registrados en otoño (Fig.74). Fenología coincidente con la hallada por Janati-Idrissi (2000) en la misma zona, así con la aportada por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España), donde también se presenta en verano (Ruiz *et al.*, 1993), y en Fès-Saïs por Fatima (1995), así como con la datada en la Península Ibérica por autores varios (Martín-Piera, 1984; Ávila y Pascual, 1988a; Cartagena y Viñolas, 2004). Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la registran, en el Medio Atlas, entre febrero y mayo. Algo similar a lo datado en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989), donde se encuentra desde febrero hasta julio. Mohammed (1995), en el Medio Atlas (Sidi-Issa), lo registra entre febrero y junio, con un único ejemplar datado en noviembre. En la Francia mediterránea (Lumaret & Kirk, 1987) se encuentra entre primavera y otoño.

Igual de significativa resulta su preferencia por los pastizales (80,45 % de los registros), en detrimento de las áreas boscosas (321 ejemplares). También en la Península Ibérica presenta poblaciones abundantes en medios abiertos y termófilos (Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007). En Francia, en cambio, es un elemento típico de las garrigas (Lumaret, 1978; Lumaret & Kirk, 1987).

Altitudinalmente hemos encontrado esta especie en las diez localidades muestreadas (Fig.73), presentando sus mayores efectivos (un 96,41 % sobre el total) entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh: pastizal) y los 2.043 metros (estación de Ain-Kahla: bosque). En Marruecos, según Kocher (1958), alcanza los 2.000 metros en la cordillera del Atlas. En un estudio realizado en el Medio Atlas (Janati-Idrissi *et al.*, 1999), se trata de la especie dominante, en cuanto a número de efectivos, en Ifran (1.664 metros). Mohammed (1995) lo colecta a 1.200 metros en el Medio Atlas (región de Ifran). Haloti *et al.* (2006) lo registran hasta los 1.000 metros, siendo más frecuente en el área litoral (Moulay Bouselham). Por su parte, Kadiri (1989) únicamente registra la especie a 960 metros (Berguent), en el Marruecos oriental. En la Península Ibérica, su repartición altitudinal varía según las zonas, ofreciendo un amplio rango: desde áreas costeras hasta los 2.200 metros (Ávila y Pascual, 1988a y 1988b; Lobo, 1992b; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Sierra Nevada (España), los máximos poblacionales se sitúan entre los 700 y los 1.400 metros (Ávila y Pascual, 1988a y 1988b): cotas inferiores a aquellas en las que hemos hallado la especie en este estudio.

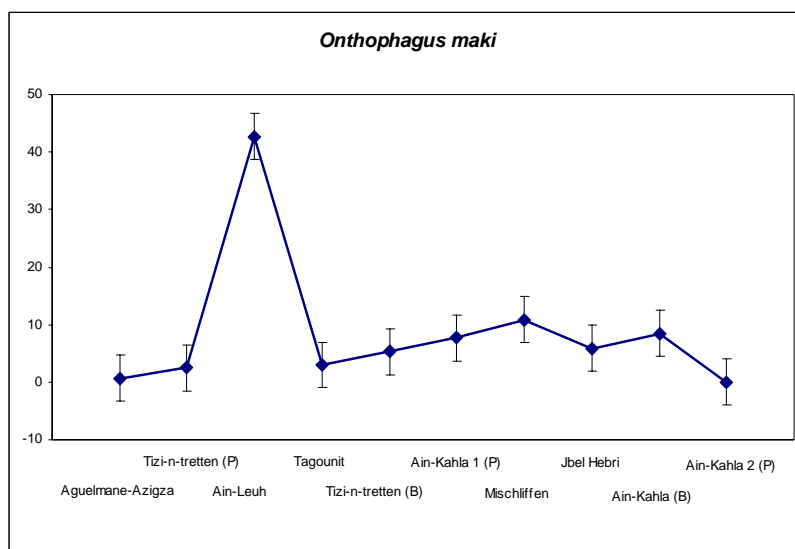


Fig. 73. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus maki* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus maki* (16,42 grs.) supone un 5,194 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,853 % del peso seco total.

Se trata de una especie bastante bien catalogada en Marruecos (47 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), que se extendería por todo el país exceptuando el Sahara (Baraud, 1985): entre los 29,38 y los 35,89 N, y entre los 2,41 y los 10,17 W (Fig. 75). Si bien, Tauzin (1990) la considera poco común.

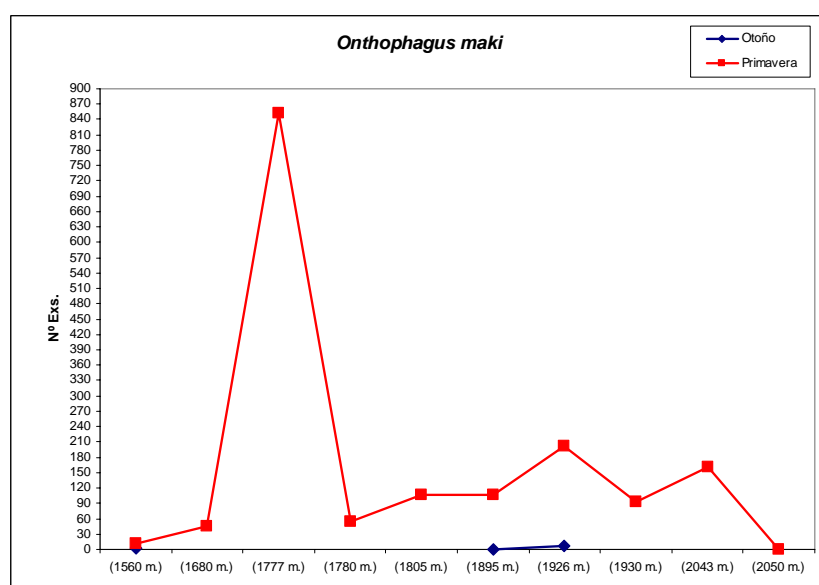


Fig. 74. Número de ejemplares de *Onthophagus maki* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

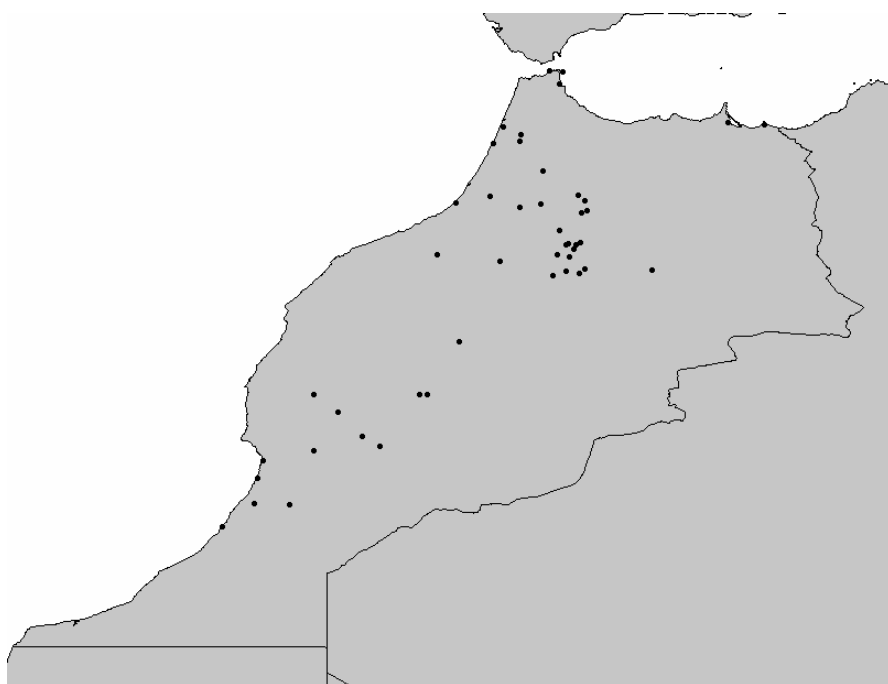


Fig. 75. Distribución de *Onthophagus maki* en Marruecos.

- **5.3.2.16.-** *Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis* ssp. *andalusicus* Walzl, 1835: 31,7 mgrs. de peso seco.

Subespecie endémica de la Península Ibérica (Preudhomme de Borre, 1886; D'Orbigny, 1898; Seabra, 1907; de la Fuente, 1926; Ladeiro, 1950; Carrión, 1961; Báguena, 1967; Martín-Piera, 1984; Martín-Piera y Veiga, 1985; Ávila *et al.*, 1989; Galante *et al.*, 1989; Lobo *et al.*, 1997), Italia (Carpaneto, 1975) y el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Martín-Piera & Zunino, 1981; Martín-Piera, 1984; Baraud, 1985). Citado también de Sicilia (Agoglitta, 2006). Un elemento, en fin, de corología mediterránea (La Greca, 1964).

Muy abundante durante la primavera en la zona de estudio (99,72 % de los individuos, $n = 1.769$), colectándose sólo cinco ejemplares en otoño (Fig.77). Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000), en sendos estudios realizados en el Medio Atlas, concluyeron que se trataba de la especie dominante (tanto en número como en biomasa) entre febrero/marzo y junio. Por su parte, Fatima (1995) lo registró entre febrero y mayo, en Fès-Saïs. Mohammed (1995), también en el Medio Atlas (Sidi-Issa, región de Ifran), registra una fenología predominantemente primaveral, con escasas colectas en agosto y algunas más en febrero. Por lo que se refiere al Marruecos oriental (Kadiri, 1989) ha sido datado entre abril y julio, decreciendo los registros conforme

avanza el estío. En la Península Ibérica la fenología es primavera-estival, siendo una subespecie poco abundante (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Muestra también una marcada preferencia por biomas abiertos (84,85 % de los ejemplares), aunque también se puede encontrar en los cerrados: a mayor número conforme se asciende en altura. Esta preferencia ambiental por los pastizales ha sido igualmente constatada en la Península Ibérica (Martín-Piera, 1984; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007) e Italia (Carpaneto, 1975).

Hemos registrado esta subespecie en las diez localidades muestreadas (Fig.76). Los máximos poblacionales, por lo que se refiere a los hábitats herbáceos, se localizan entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.930 metros (estación de Jbel Hebri). En las tres estaciones boscosas, sin embargo, su número va creciendo en altitud hasta alcanzar un máximo de 245 ejemplares a 2.043 metros (estación de Ain-Kahla). Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 571 metros (Fès-Saïs) y los 1.664 (Ifiran). Y en la misma cordillera, Mohammed (1995) a 1.200 metros (Sidi-Issa). Kadiri (1989) lo ha registrado, en el Marruecos oriental y siempre en bajo número, entre los 110 y los 960 metros de altitud. En Marruecos llegaría a encontrarse hasta los 2.650 metros (Baraud, 1985). En la Península Ibérica, según Martín-Piera y López-Colón (2000), colonizaría cotas altitudinales muy bajas. Lo que concuerda con los registros de Haloti *et al.* (2006) en el Marruecos noroccidental, donde no se encontraría más allá de los 286 metros. En Italia (Carpaneto, 1975), en cambio, la subespecie nominal coloniza pastizales subalpinos.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (56,077 grs.) supone un 17,738 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 2,914 % del peso seco total. En la comunidad coprófaga estudiada, se trata del primer paracóprido en importancia, por lo que se refiere a la biomasa, y la cuarta entre el total de las especies. Entre los paracópridos, es la especie dominante, en biomasa (Tabla XV), en las estaciones de Ain-Leuh (1.777 metros), Mischliffen (1.926 metros), Jbel Hebri (1.930 metros) y Ain-Kahla (2.043 metros); el segundo en Tizi-n-tretten (1.680 metros). En varias lo-

calidades del Medio Atlas (Missour, Elhajib) se ha confirmado la dominancia en biomasa de esta especie (Janati-Idrissi *et al.*, 1999).

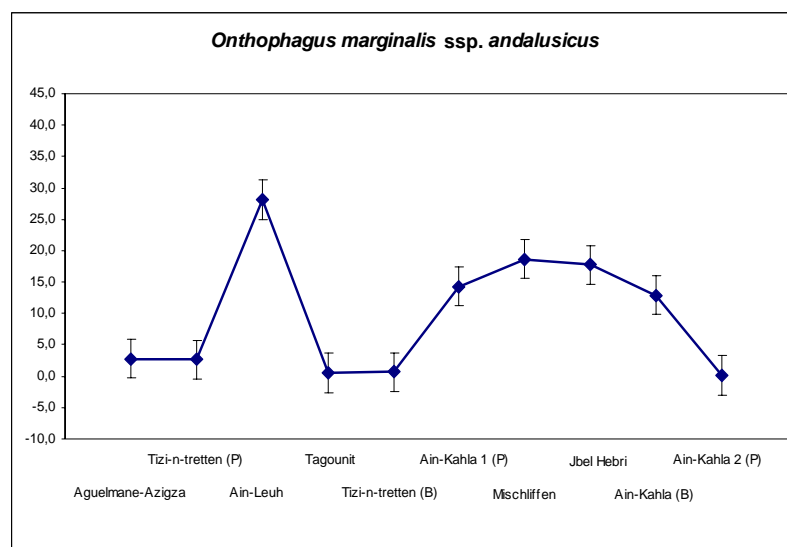


Fig. 76. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus marginalis ssp. andalusicus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Conforme a nuestra recopilación de datos (33 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría prácticamente por todo el país, salvo las regiones pre-saharianas: entre los 30,08 y los 35,52 N, y entre los 2,93 y los 9,77 W (Fig.78). Tauzin (1990) la considera una especie común en la costa atlántica. En cotas medias del Medio Atlas marroquí (Elhajib: 1.100 metros), Janati-Idrissi *et al.* (1999) la encuentran como especie dominante entre los paracópridos.

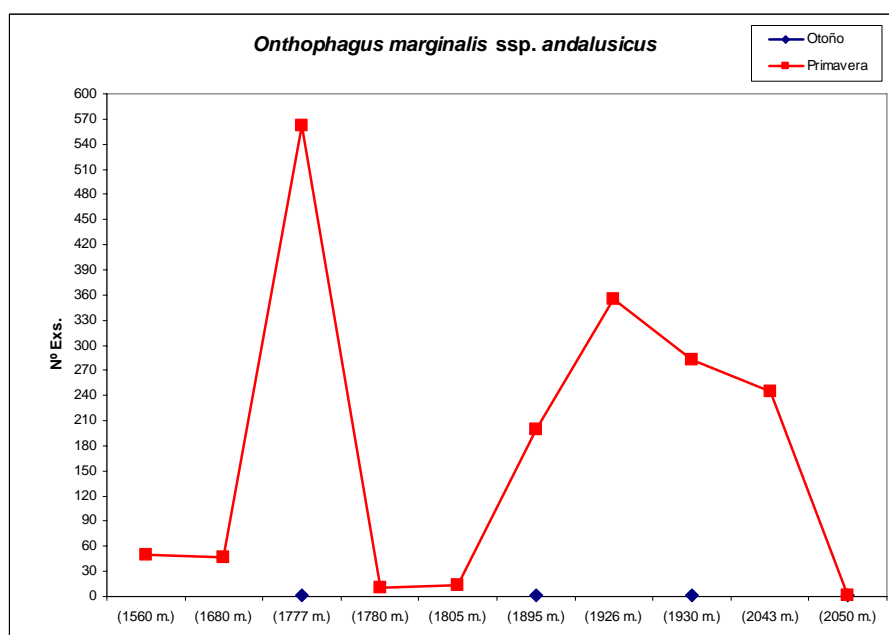


Fig. 77. Número de ejemplares de *Onthophagus marginalis ssp. andalusicus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

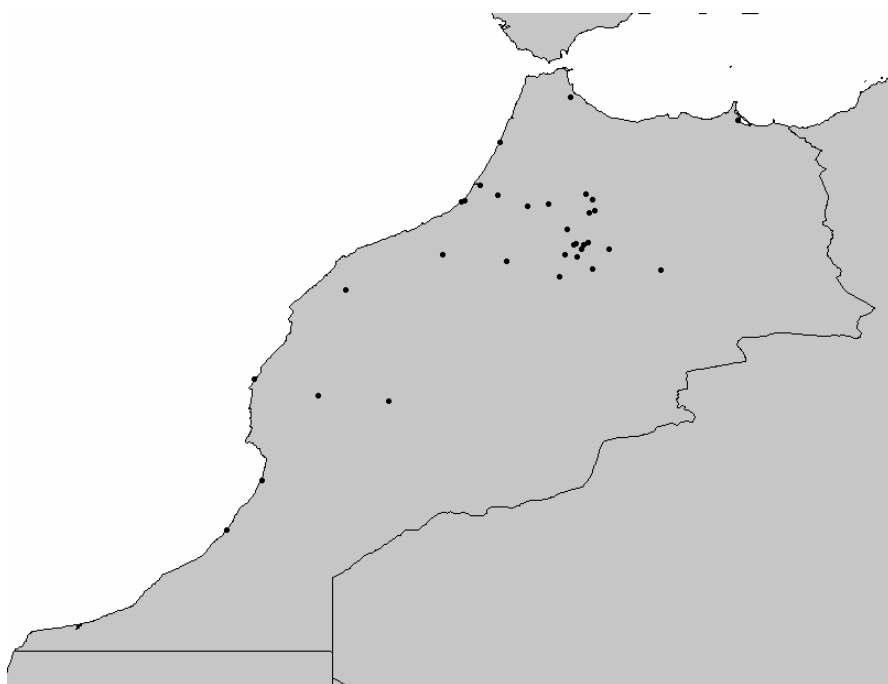


Fig. 78. Distribución de *Onthophagus marginalis ssp. andalusicus* en Marruecos.

- **5.3.2.17.-** *Onthophagus (Palaeonthophagus) nebulosus* Reiche, 1864: 21,15 mgrs. de peso seco.

Especie paleártico norteafricana (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto) que se extiende hasta Siria, Península Arábiga e Irak (Mateu, 1950; Baraud, 1985). Se trataría de un elemento saharauí (La Greca, 1964).

En nuestro muestreo del Medio Atlas es más frecuente, dentro de su rareza, durante la primavera (87,5 % de los efectivos, $n = 8$), habiéndose colectado un solo ejemplar en octubre (Fig.80). La fenología de esta especie, en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989), sería primavero-estival. En cuanto al hábitat, sólo coloniza los pastizales, mayoritariamente los de baja altura (1.560 metros, estación de Aguelmane-Azigza); un único individuo fue registrado, en primavera, a 1.895 metros (estación de Ain-Kahla): Fig.79. En las otras ocho localidades no fue recolectado. Según Baraud (1985) colonizaría hasta los 2.000 metros. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) registra la especie entre los 920 y los 1.310 metros (Bou-Arfa), siendo más abundante conforme asciende la cota.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus nebulosus* (0,169 grs.) supone un 0,054 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa

(1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,009 % del peso seco total.

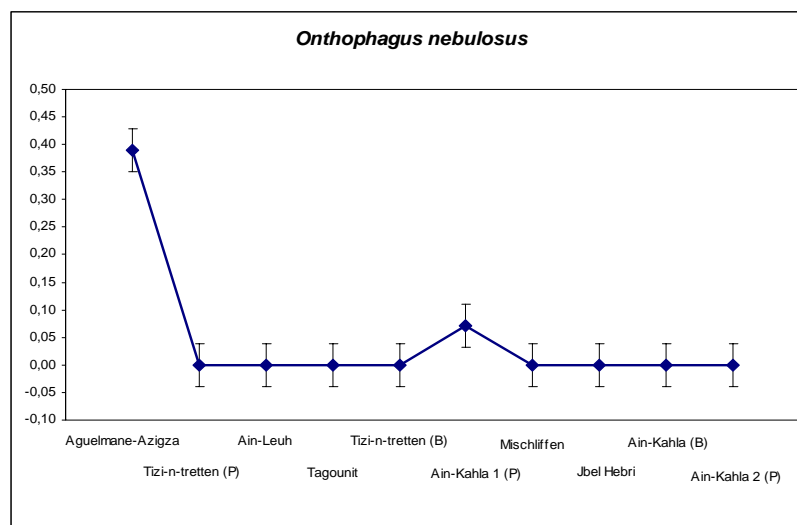


Fig. 79. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus nebulosus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Las reseñas recopiladas no son escasas (42 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*): desde los 28,98 a los 34,84 N y desde los 1,97 a los 10,17 W (Fig.81). Longitudinalmente por todo el país; latitudinalmente desde el Rif, sin alcanzar la costa mediterránea, hasta las estribaciones del Sahara. Parece más frecuente en el sur del país.

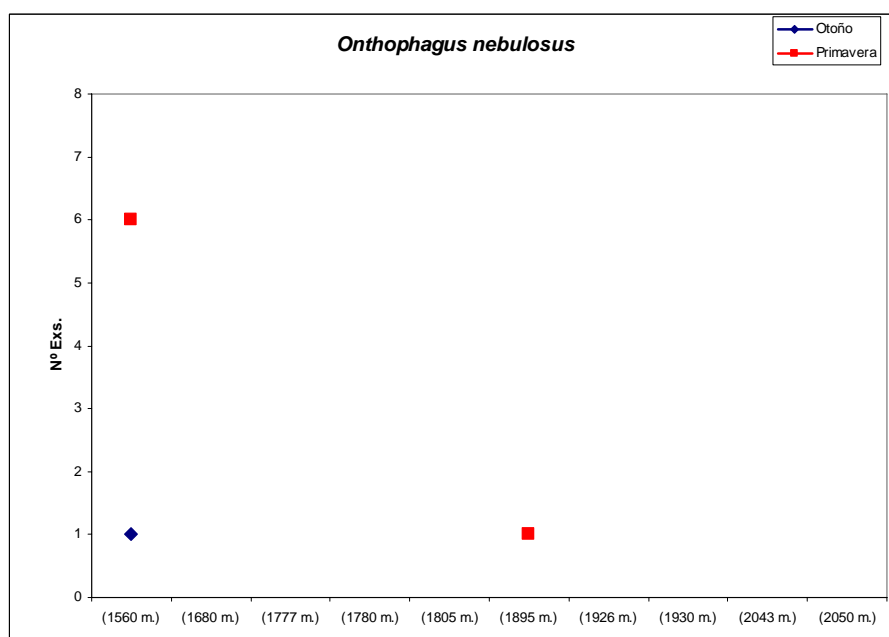


Fig. 80. Número de ejemplares de *Onthophagus nebulosus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

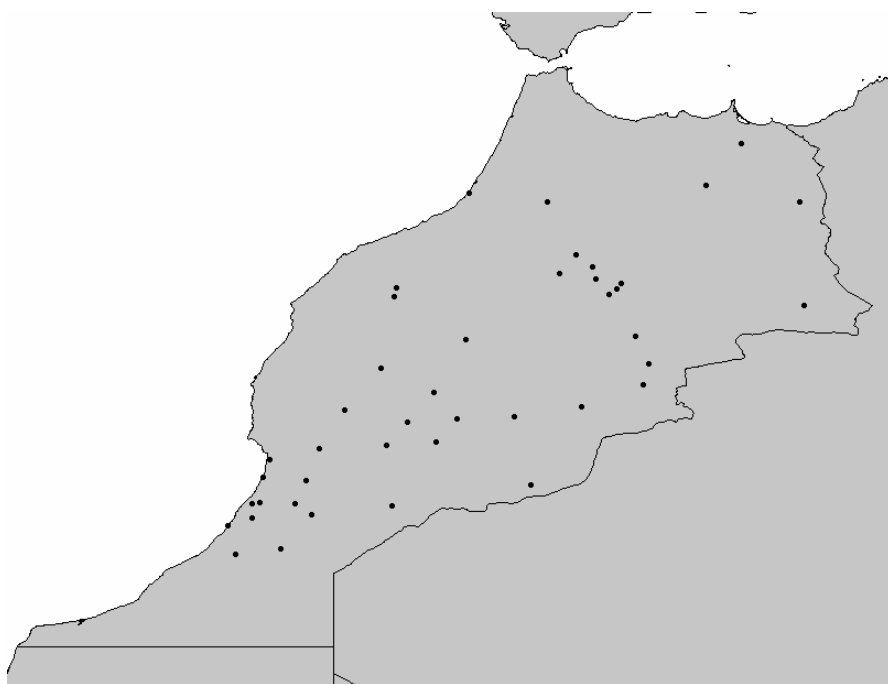


Fig. 81. Distribución de *Onthophagus nebulosus* en Marruecos.

- **5.3.2.18.-** *Onthophagus (Parentius) nigellus* (Illiger, 1803): 7 mgrs. de peso seco.

Este endemismo íbero-magrebí (La Greca, 1964), se distribuye por la Península Ibérica (España y Portugal) (Seabra, 1907; Cobos, 1949; Báguena, 1967; Martín-Piera, 1984 y 1986; Ávila y Pascual, 1987a y 1988b; Baraud, 1992; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Hidalgo *et al.*, 1998b) y el norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez) (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Martín-Piera, 1986; Tauzin, 1990; Ruiz, 1995). Varios autores coinciden en señalar que se trata de una especie poco frecuente; si bien Hidalgo y Cárdenas (1994) la consideran abundante en las serranías subéticas ibéricas.

Únicamente hemos capturado un ejemplar en mayo y en zona de pastizal (estación de Aguelmane Azigza, 1.560 metros) (Figs.82 y 83). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) lo registró entre febrero y septiembre, con un máximo demográfico en primavera. En Fès-Saïs, Fatima (1995) ha registrado la especie entre febrero y septiembre, con un máximo demográfico primaveral. Y en Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) lo colectó entre febrero y abril. En la región de Ceuta (España), Ruiz (1995) registró esta especie en junio, julio y octubre. En la Península Ibérica, donde también se decanta por medios abiertos (Lobo, 2007), su fenología sería

primavero-estival, prolongando su actividad hasta el otoño (Ávila y Pascual, 1988a; Martín-Piera y López-Colón 2000). Hidalgo y Cárdenas (1994) indican, para las serranías subéticas, un máximo demográfico en otoño.

Respecto a su distribución altitudinal, en el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006) encuentran su máximo poblacional a 142 metros (Sidi Kacem). Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 571 (Fès-Saïs). Cotas ampliamente rebasadas en los muestreos de Mohammed (1995) en Ifran (Medio Atlas): 1.200 metros. En la Península Ibérica se encuentra entre el nivel del mar y los 1.300 metros (Ávila y Pascual, 1988a; Martín-Piera y López-Colón 2000).

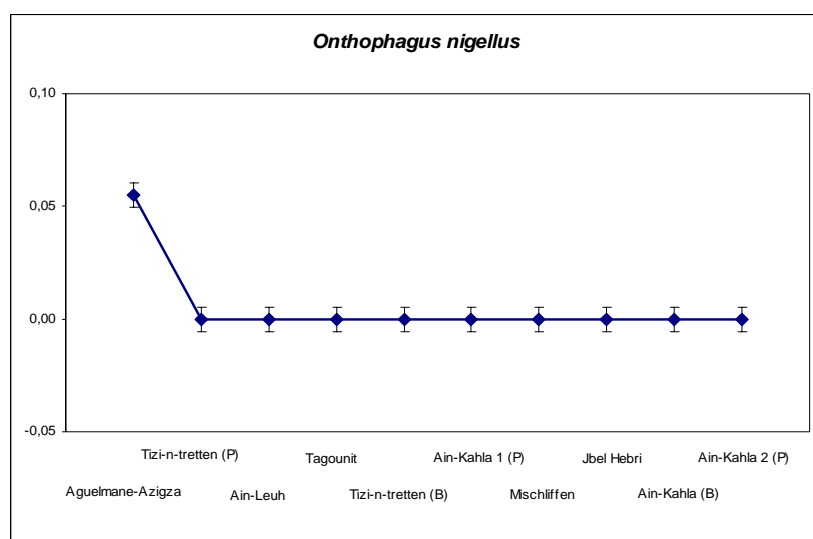


Fig. 82. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus nigellus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño) el peso seco de las colecciones de *Onthophagus nigellus* (0,007 grs.) supone un 0,002 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,0004 % del peso seco total. Se trata del paracóprido con menor representatividad en cuanto a biomasa se refiere.

Las escasas referencias recopiladas en nuestra matriz de datos (22 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) indican una repartición puntual por casi todo Marruecos, no encontrándose al sur de la cordillera del Atlas: entre los 31,63 y los 35,91 N y los 2,75/8,7 W (Fig.84).

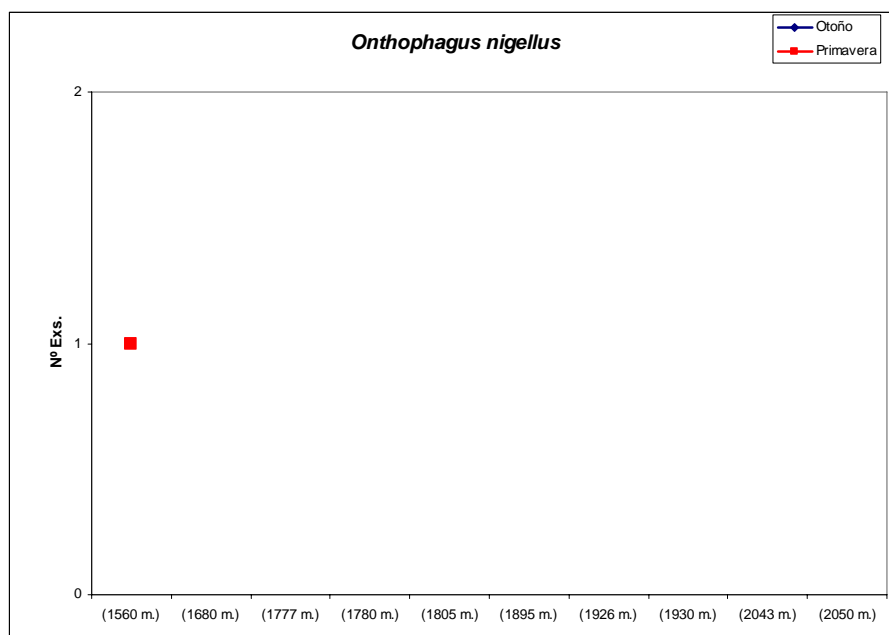


Fig. 83. Número de ejemplares de *Onthophagus nigellus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

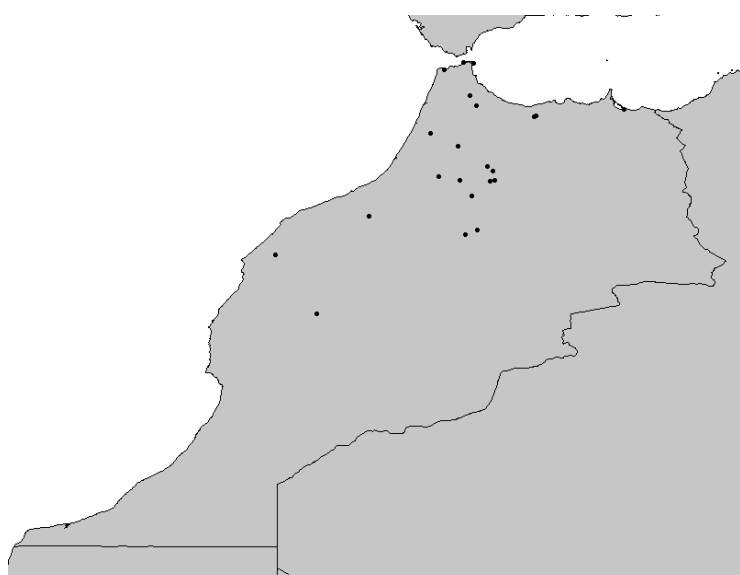


Fig. 84. Distribución de *Onthophagus nigellus* en Marruecos.

- **5.3.2.19.-** *Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis* Reitter, 1893: 22 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico que coloniza toda la cuenca mediterránea europea, el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez), Asia Menor, Próximo Oriente e Irak (Balthasar, 1963; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1985 y 1992; Rahola, 1985). Citado de Sicilia (Agoglitta, 2006). Corológicamente se trata de un elemento íbero-mediterráneo-turánico (La Greca, 1964).

De carácter omnipresente y generalista, en nuestro muestreo hemos detectado esta especie tanto en otoño (73,95 % de las colectas, $n = 925$) como en primavera (26,05 %) (Fig.86). Janati-Idrissi (2000) señala, para el Medio Atlas, los mismos picos demográficos, pero invertidos. Fatima (1995) sólo registra la especie en primavera, en la región de Fès-Saïs. En la región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) registra una fenología inversa a la hallada por nosotros: un mayor número de efectivos en primavera y escasísimas colectas en otoño. En cambio, Kadiri (1989) sólo encuentra la especie en febrero en Ain-Kerma (Marruecos oriental). En la Península Ibérica se encuentra a lo largo de todo el año (Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Francia presenta dos máximos demográficos (Lumaret, 1978; Paulian & Baraud, 1982), uno primavero-estival y otro otoñal.

Aunque mayoritariamente hemos localizado esta especie en zonas de pastizal (78,16 % de los ejemplares), no es despreciable su presencia en áreas boscosas (202 ejemplares). Según Lumaret (1978) muestra preferencia por medios abiertos con escasa cobertura vegetal.

Altitudinalmente la hemos registrado en todas las cotas (Fig.85), siendo más abundante entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.926 metros (estación de Mischliffen): intervalo en el que se colectaron un 77,08 % de los efectivos totales. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran). Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa (Medio Atlas). En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) únicamente lo registró a 960 metros (Ain-Kerma), pero no en cotas superiores. En la Península Ibérica no supera los 1.300 metros (Martín-Piera y López-Colón 2000), siendo muy abundante en horizontes basales de influencia marítima (Ávila *et al.*, 1989). Sin embargo, en el Marruecos noroccidental Haloti *et al.* (2006) constataron una distribución más montana que litoral.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus opacicollis* (20,35 grs.) supone un 6,437 % de la biomasa total de los paracópidos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 1,057 % del peso seco total.

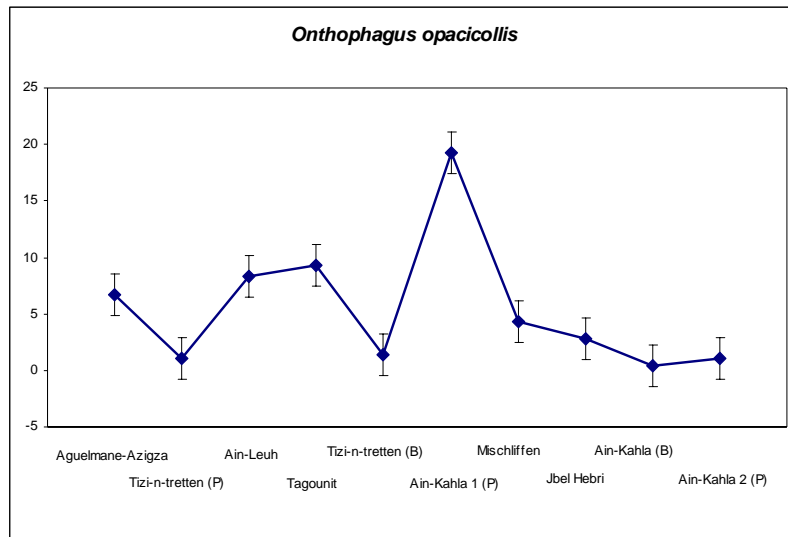


Fig. 85. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus opacicollis* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

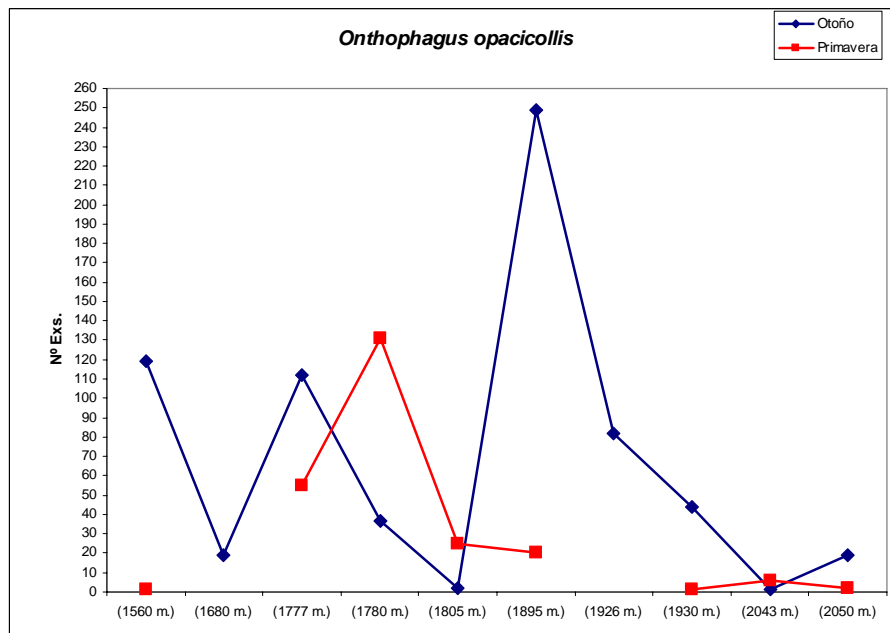


Fig. 86. Número de ejemplares de *Onthophagus opacicollis* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Latitudinalmente (25 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) se localiza entre los 31,16 y los 35,11 N; longitudinalmente entre los 4,01 y los 7,92 W: por el Rif y la cordillera del Atlas (Fig.87). Alcanza la costa atlántica, pero no la mediterránea. En opinión de Baraud (1985) la distribución de *Onthophagus opacicollis* en Marruecos parece restringida al Atlas. Según Tauzin (1990) es muy frecuente en el Atlas Medio.

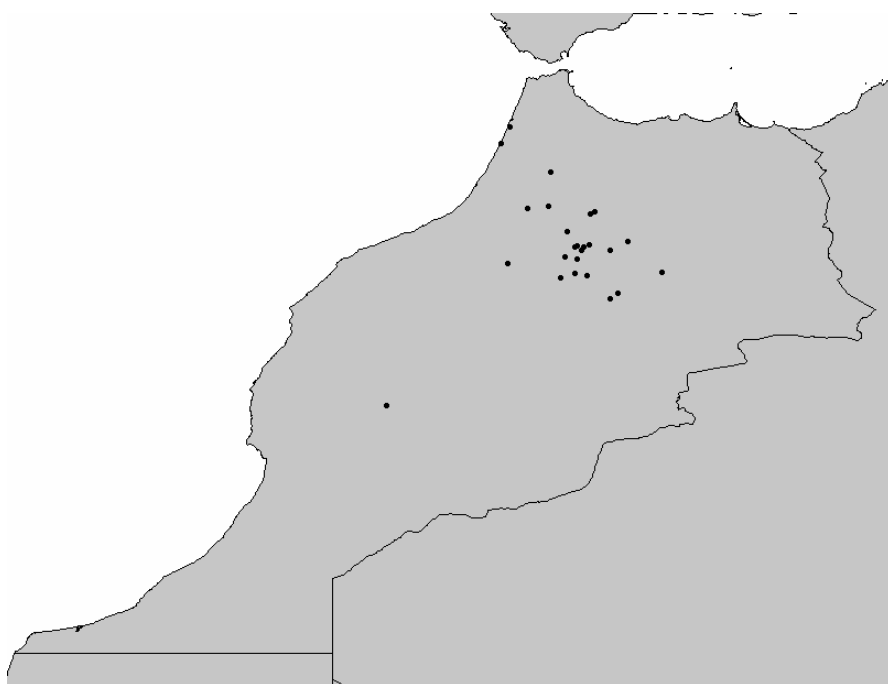


Fig. 87. Distribución de *Onthophagus opacicollis* en Marruecos.

- **5.3.2.20.-** *Onthophagus (Palaeonthophagus) similis* (Scriba, 1790): 7,6 mgrs. de peso seco.

Elemento euronormediterráneo que coloniza toda la cuenca mediterránea, Europa central, sur de Suecia, Islas Bálticas (Landin, 1959) y británicas (Johnson, 1967), todo el Magreb (Baraud, 1985), llegando hasta Irán e Irak (Palestrini, 1981; Paulian & Baraud, 1982). Agoglitta (2006) lo cita de Sicilia.

En nuestro estudio hemos registrado esta especie tanto en primavera (52'75 %, n = 582) como en otoño (47,25 %) (Fig.89). Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, sólo lo colectó en primavera. En la región de Fès-Saïs, Fatima (1995) sólo lo recolectó en abril. Mohammed (1995), en la región de Ifran (Medio Atlas), mayoritariamente en mayo, con puntuales registros en diciembre y febrero. Por su parte, Kadiri (1989) únicamente lo registró, en el Marruecos oriental, en febrero y en mayo. En la región de Ceuta (España) está presente durante casi todo el año (Ruiz, 1995), exceptuando septiembre: siendo más abundante en noviembre-diciembre, marzo y finales de junio; y resultando escaso durante el verano (Ruiz *et al.*, 1993). En Chiclana de la Frontera (Cádiz) también se dan tres máximos poblacionales (Ávila *et al.*, 1989): febrero, mayo y diciembre. Si bien, en la Península Ibérica, lo común es que esos tres picos demográficos se reduzcan a dos, uno primavera-estival y otro, más atenuado, en otoño (Galante,

1979; Salgado, 1983; Ávila, 1984; Martín-Piera, 1984; Ávila y Pascual, 1988b; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989; Bahillo de la Puebla, 1990; Galante *et al.*, 1991; Martín-Piera y López-Colón 2000; Baselga y Novoa, 2004; Romero-Samper, 2007a): coincidiendo con nuestras observaciones en el Medio Atlas.

Su carácter generalista es manifiesto también en cuanto al tipo de hábitat se refiere. Así, hemos colectado *Onthophagus similis* tanto en zonas de pastizal (54'81 %) como en aquellas boscosas (45,19 % de los individuos). Se trata, en la Península Ibérica, de una de las especies más características de los medios abiertos (Baz, 1988; Galante *et al.*, 1991; Martín-Piera *et al.*, 1992; Lobo, 2007), resultando menos abundante en los medios forestales (Martín-Piera y López-Colón 2000): conforme hemos constatado en el presente estudio.

Por lo que se refiere a su repartición altitudinal (Fig.88), en nuestro estudio hemos registrado esta especie en todas las localidades: entre los 1.560 y los 2.050 metros. Por cotas, su presencia resultó más frecuente entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.895 metros (estación de Mischliffen): con un 86,43 % de los efectivos totales (503 de 582 ejemplares). No obstante, remarcando ese carácter generalista ya referenciado, alcanza la cota máxima (2.050 metros, estación de Ain-Kahla: pastizal) con efectivos nada desdeñables (21 individuos, un 3,61 % sobre el total). Este carácter montano también ha sido constatado por Haloti *et al.* (2006) en el Marruecos noroccidental. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 571 metros (Fès-Saïs) y los 1.660 (Boulemane). En la región de Ifran, en la misma cordillera, Mohammed (1995) lo registra a 1.200 metros. Y en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989) sólo se ha registrado en Berguent, a 960 metros. Por lo que se refiere a la Península Ibérica se reparte, mayoritariamente, entre los 500 y los 1.600 metros (Martín-Piera y López-Colón 2000), excepcionalmente hasta los 2.400 en Sierra Nevada (Ávila y Pascual, 1988a). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 650 hasta los 2.000 metros (Zacharieva, 1965b; Lobo *et al.*, 2007b).

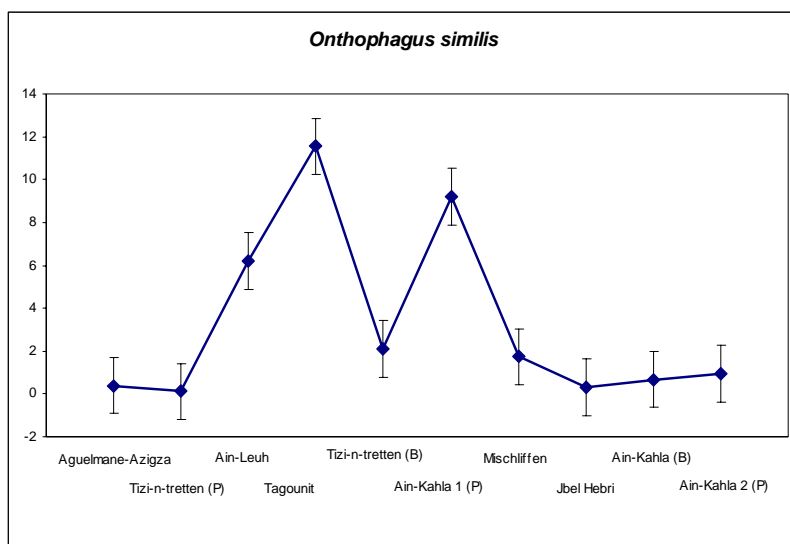


Fig. 88. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus similis* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño) el peso seco de las colecciones de *Onthophagus similis* (4,423 grs.) supone un 1,399 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,229 % del peso seco total.

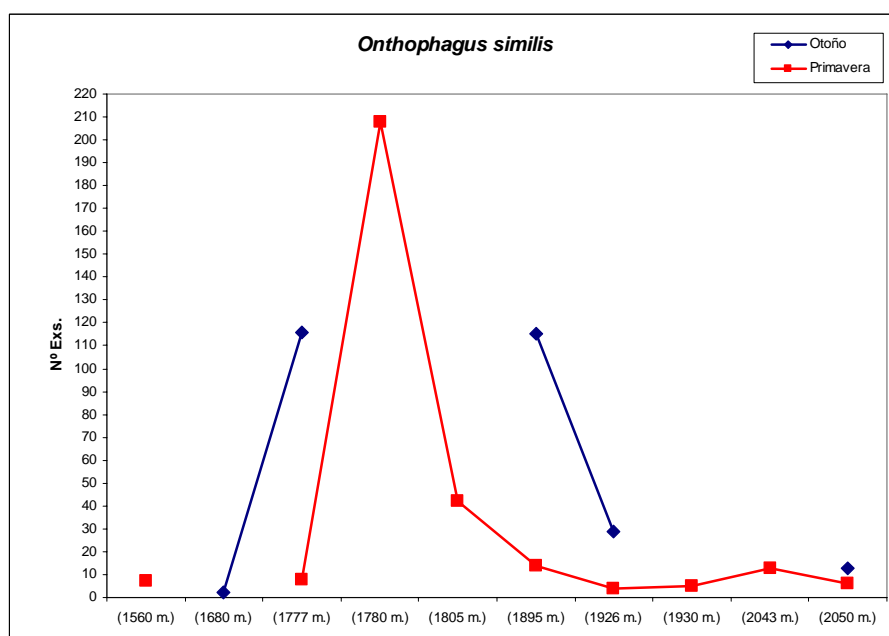


Fig. 89. Número de ejemplares de *Onthophagus similis* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Los registros de que disponemos (24 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), nos indican que esta especie se distribuye entre los 31,28 – 35,91 N y los

2,42/9,77 W (Fig.90). Es decir, prácticamente por todo Marruecos, salvo las regiones desérticas presaharianas.

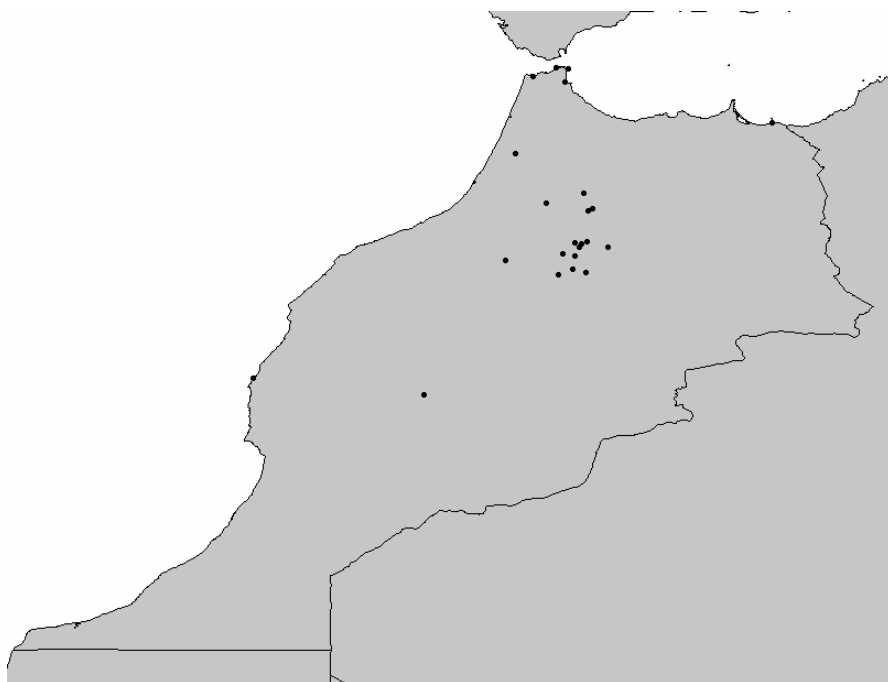


Fig. 90. Distribución de *Onthophagus similis* en Marruecos.

- **5.3.2.21.-** *Onthophagus (Onthophagus) taurus* (Schreber, 1759) : 21,6 mgrs. de peso seco.

Elemento euro-mediterráneo-turánico (La Greca, 1964) de amplia distribución eurasiática, coloniza toda la Europa meridional y central hasta alcanzar Dinamarca, Islas Bálticas (Landin, 1957) y Crimea, archipiélago balear (Lobo y Martín-Piera, 1993), Sicilia (Agoglitta, 2006), norte de África (Paulian & Baraud, 1982; Martín-Piera, 1984; Baraud, 1985 y 1992; Lumaret, 1990), Asia Menor, Afganistán y Kazajastán hasta Asia Central, e Islas Azores (Baraud, 1994). Introducido en Norteamérica (Lastro, 2006; Pulido Herrera y Zunino, 2007). En Marruecos parece ser una especie frecuente por todo el país (Mateu, 1950; Kocher, 1958; Tauzin, 1990), salvo en las regiones saharianas. Igualmente sucede en la Península Ibérica (Báguena, 1967; Martín-Piera, 1984; Martín-Piera y López-Colón 2000), donde es una especie frecuente y abundante.

En nuestro muestreo lo hemos colectado tanto en primavera (72,22 % de los individuos, n = 36) como en otoño (27,77 %) (Fig.92). Datos que coinciden con los señalados por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. Sin embargo, Fatima (1995) sólo lo ha registrado en marzo y abril, en la región de Fès-Saïs. En Sidi-Issa (Atlas Me-

dio) únicamente en mayo (Mohammed, 1995). Kadiri (1989), por su parte, lo registra, en el Marruecos oriental, en mayo y julio. Se ha sugerido que podría tratarse de una especie bivoltina (Lumaret, 1978 y 1990), en base a los dos picos estacionales observados. En la Península Ibérica se detecta un máximo demográfico en primavera y otro en verano (Galante, 1979 y 1992; Salgado, 1983; Martín-Piera, 1984; Ávila y Pascual, 1988a; Ruano *et al.*, 1988; Ávila *et al.*, 1989; Bahillo de la Puebla, 1990; Lumaret, 1990; Bahillo de la Puebla y Martínez-Porres, 2003; Baselga y Novoa, 2004); pudiendo darse un tercer pico más en regiones del sur (Ávila *et al.*, 1989). En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) también presenta dos máximos poblacionales: uno en marzo y otro en julio (Ruiz *et al.*, 1993). Sin embargo, en la región de Casablanca (Marruecos) se han detectado tres picos estacionales (Aguesse & Bigot, 1979-80): marzo, junio-julio y noviembre. En Carolina del Norte (Estados Unidos) se encuentra entre marzo y octubre (Bertone *et al.*, 2005).

Si parece mostrar una clara predilección por los pastizales (75 % de las colectas) en detrimento de las zonas boscosas (25 %). En la Península Ibérica es un coprófago característico de los biomas herbáceos (Martín-Piera y López-Colón 2000; Lobo, 2007). Esta predilección por los medios abiertos es, asimismo, señalada por Ruiz (1995) en la región de Ceuta (España). Así como por Lumaret & Kirk (1987) en la Francia mediterránea.

Altitudinalmente (Fig.91) hemos registrado *Onthophagus taurus* entre los 1.560 (estación de Aguelmane-Azigza) y los 1.895 metros (Ain-Kahla). Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran). Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en la misma zona (región de Ifran). Haloti *et al.* (2006), en el Marruecos noroccidental, lo encuentran muy abundante en la costa (Moulay Bouselham), pero llegando hasta los 940 metros (Bab Taza). Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, localiza la especie entre los 920 (Berguent) y los 960 metros (Ain-Kerma). En la región litoral de Ceuta (Ruiz, 1995) es también muy abundante. En la Península Ibérica se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2.500 metros en el área mediterránea (Ávila y Pascual, 1988a), o los 1.300 en la atlántica (Martín-Piera, 1984); siendo su rango óptimo los 1.000-1.300 (Martín-Piera y López-Colón 2000). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 100 hasta los 1.450 metros (Pittioni, 1940; Mikšić, 1957; Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a y b; Lobo *et al.*, 2007b).

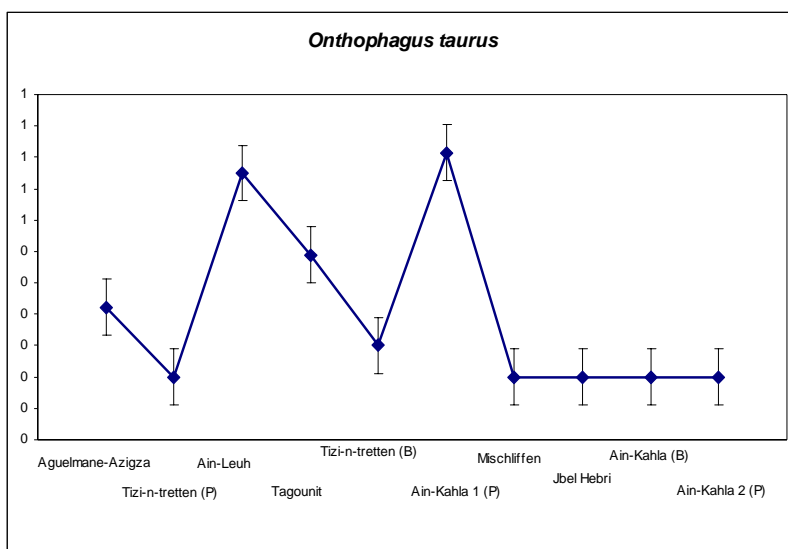


Fig. 91. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus taurus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus taurus* (0,778 grs.) supone un 0,246 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,04 % del peso seco total.

En Marruecos, latitudinalmente (55 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) se encuentra entre los 29,07 y los 35,91 N: desde las estribaciones del Sahara hasta la costa mediterránea (Fig.93). Longitudinalmente entre los 2,05 y los 10,17 W: desde Oujda hasta el litoral atlántico. Una especie, en fin, común y frecuente por todo el país, como señala Tauzin (1990).

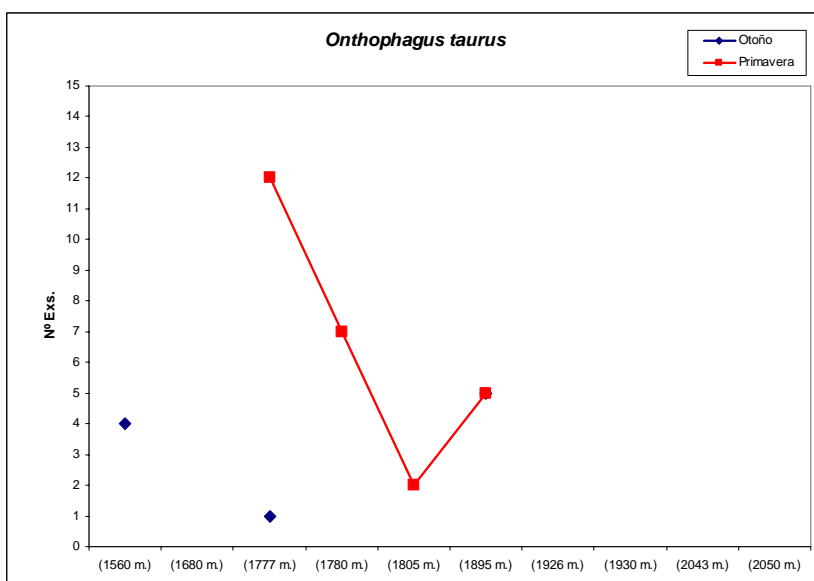


Fig. 92. Número de ejemplares de *Onthophagus taurus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

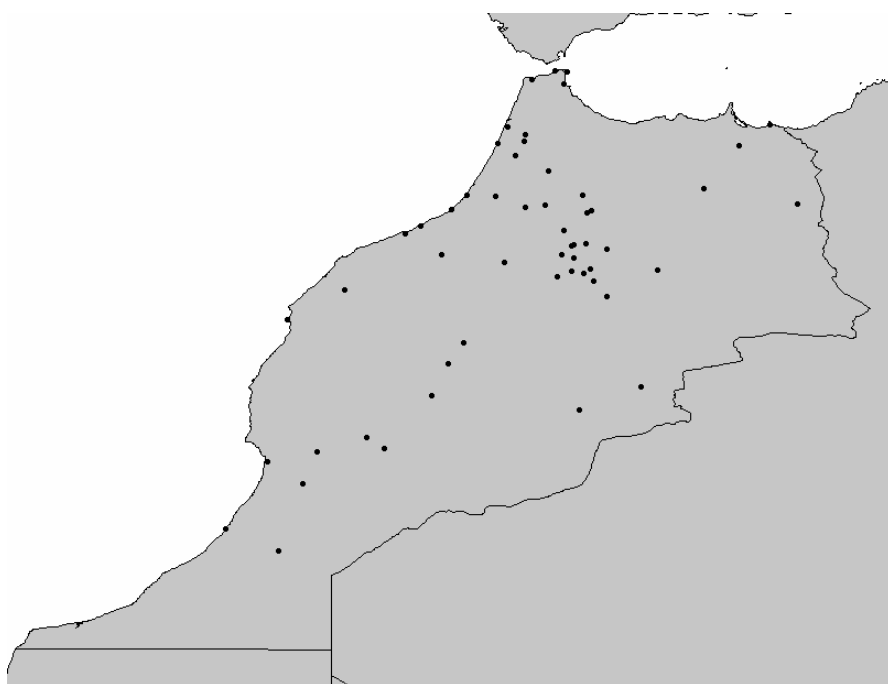


Fig. 93. Distribución de *Onthophagus taurus* en Marruecos.

- **5.3.2.22.-** *Onthophagus (Palaeonthophagus) vacca* (Linnaeus, 1767): 41,4 mgrs. de peso seco.

Elemento euroturánico (La Greca, 1964) de amplia distribución paleártica: toda Europa, hasta Rusia central, Finlandia, Suecia (Landin, 1957) e Inglaterra; Crimea, hasta Siria, Irán, Turquestán y Kazajastán, Islas Azores (Balthasar, 1963; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1994), Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Tauzin, 1990). Al igual que en Marruecos, en la Península Ibérica resulta una especie muy frecuente (Báguena, 1967; Martín-Piera y López-Colón 2000). Citado de Sicilia por Agoglitta (2006).

En el Medio Atlas muestra una fenología predominantemente primaveral (98,49 % de las capturas, n = 793), habiéndose recolectado sólo 10 ejemplares en octubre (Fig.95). Fenología coincidente con la señalada por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En Fès-Saïs (Fatima, 1995) sólo se encuentra entre febrero y abril. Y en la región de Ifran (Sidi-Issa) entre febrero y mayo (Mohammed, 1995). En la Península Ibérica su fenología es primavera-verano-estival, con dos picos demográficos (Galante, 1979; Ávila y Pascual, 1988a; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Ávila *et al.*, 1989; Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989; Bahillo de la Puebla, 1990; Sánchez-Piñero, 1994; Martín-Piera y López-Colón 2000). En Francia, sin embargo, está seña-

lada de marzo a noviembre (Lumaret & Kirk, 1987; Lumaret, 1990). En la región de Ceuta (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995) también presenta dos máximos poblacionales, uno en marzo y otro en julio, siendo menormente registrado en noviembre y diciembre. Según Lumaret (1978) y Ávila (1984), se trataría de una especie bivoltina.

En cuanto al tipo de hábitat, mayormente la hemos registrado en biomas herbáceos (76,04 % de los efectivos), pero también en cerrados (23,96 %). En Europa también coloniza, preferentemente, medios abiertos (Lumaret & Kirk, 1987; Baz, 1988; Galante *et al.*, 1991; Wasmmer, 1995; Lobo, 2007).

Hemos colectado *Onthophagus vacca* en las diez estaciones muestreadas: desde los 1.560 hasta los 2.050 metros de altitud (Fig.94). Si bien sus efectivos van disminuyendo en altura, a 2.043 metros (estación de Ain-Kahla: bosque) pudimos registrar una importante población (151 ejemplares sobre el total: un 19'04 %). Este carácter montano también ha sido constatado por Haloti *et al.* (2006) en el Marruecos noroccidental. Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.750 metros (Boulemane). Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa (Medio Atlas). En la Península Ibérica, su distribución altitudinal alcanza los 2.500 metros en áreas meridionales (Ávila y Pascual, 1988a y 1988b), los 1.700 en las septentrionales (Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989); con un rango óptimo entre los 400 y los 1.200 (Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Marruecos su techo altitudinal alcanza los 2.500 (Kocher, 1958; Baraud, 1985), en la cordillera del Atlas. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 250 hasta los 1.450 metros (Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a y b; Lobo *et al.*, 2007b).

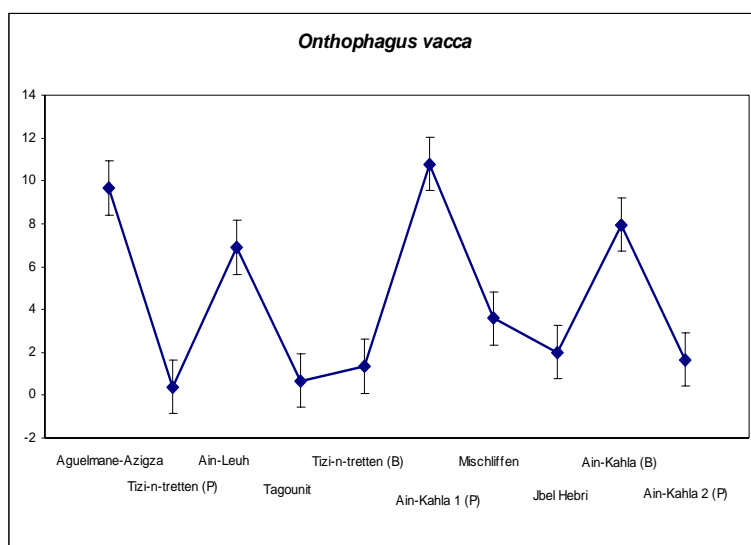


Fig. 94. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Onthophagus vacca* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño) el peso seco de las colecciones de *Onthophagus vacca* (32,83 grs.) supone un 10,384 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 1,706 % del peso seco total. Es el tercer *Onthophagini* más relevante en cuanto a biomasa se refiere.

Las citas recopiladas (38 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Onthophagus vacca* se distribuye: entre los 29,70 – 35,91 N y los 1,91/9,72 W (Fig.96). Estas referencias confirman que se trata de una especie ampliamente distribuida por todo Marruecos (Tauzin, 1990).

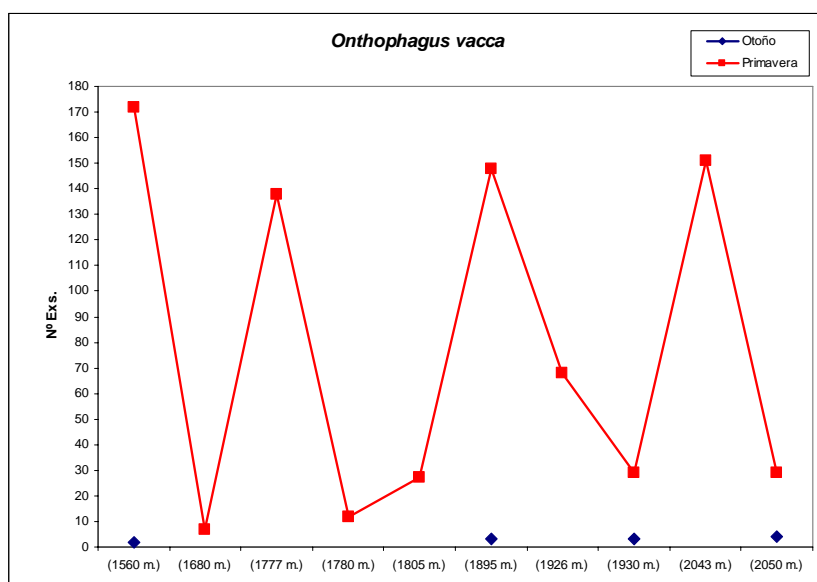


Fig. 95. Número de ejemplares de *Onthophagus vacca* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

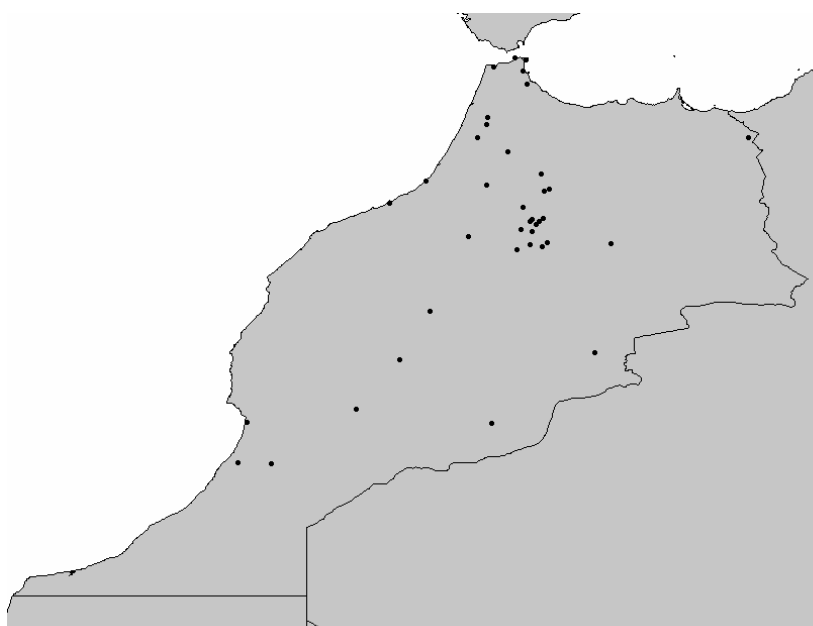


Fig. 96. Distribución de *Onthophagus vacca* en Marruecos.

4.- Tribu *Geotrupini* Latreille, 1802 (familia *Geotrupidae* Latreille, 1802).

En el área de estudio, la riqueza de esta tribu engloba 3 géneros y 3 especies (Tabla XIII). En abundancia: 295 ejemplares. Por lo que respecta a la biomasa, los *Geotrupini* son la segunda tribu en importancia, con 83,513 gramos: un 26,416 % del peso seco total de los paracópidos.

- **5.3.2.23.-** *Sericotrupes niger* (Marsham, 1802): 462,84 mgrs. de peso seco.

Único representante del género, este elemento euro-mediterráneo-occidental (La Greca, 1964) coloniza toda la Europa occidental y el Magreb: Bélgica, Francia, Italia, Península Ibérica (España y Portugal), Marruecos y Argelia (Paulian, 1959; Janssens, 1960; Báguena, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982). Si bien Martín-Piera y López-Colón (2000) señalan su preseca en las Islas Baleares, ni Báguena (1967) ni Martín-Piera y Lobo (1992) confirman la misma. Sin embargo, Agoglitta (2006) lo cita de Sicilia. En la Península Ibérica ha sido considerada una especie frecuente (véase: Martín-Piera y López-Colón, 2000), si bien las poblaciones son poco numerosas (Uhagón, 1879; Hidalgo y Cárdenas, 1994). En Marruecos, Kocher (1958) y Baraud (1985) consideran esta especie como común, no así Tauzin (1990). Según Ruiz (1995) es frecuente en la Península Tingitana (Ceuta y sus alrededores).

A tenor de nuestro muestreo en el Medio Atlas, cabe aseverar que, en esta zona, no se trata de una especie rara. Preferentemente la hemos recolectado en octubre (88,88 % de los ejemplares, $n = 99$), en menor número en mayo (11,11 %) (Fig.98). Varios autores señalan una fenología estivo-otoñal en Europa (Paulian, 1959; Paulian & Baraud, 1982; Salgado y Delgado, 1982; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Bahillo de la Puebla, 1989), pudiendo llegar a ser, en poblaciones meridionales, invierno-primaveral (Ruano *et al.*, 1988) o primavera-estival (Ruano *et al.*, 1988), otoño-primaveral en otras más septentrionales (Bahillo de la Puebla, 2006). Kadiri (1989) la registra, en el Marruecos oriental (Ain-Kerma: 960 metros), en febrero y julio: siempre en muy bajo número. En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) presenta dos picos demográficos, uno entre septiembre y enero, otro entre mayo y julio. Esta fenología, más próxima a la registrada por nosotros, es semejante también a la datada en Chiclana de la Frontera (Cádiz) (Ávila y Sánchez-Piñero, 1988).

Eminentemente forestal (67,68 % de nuestras colectas), también puede presentarse en medios abiertos (32,32 %). En Europa, a pesar de su amplio espectro trófico, parece mostrar cierta preferencia por los excrementos de conejo (Janssens, 1960; Baraud, 1977; Martín-Piera y López-Colón, 2000): de lo que podría inferirse una decantación hacia medios cerrados.

La hemos registrado en casi todas las cotas altitudinales muestreadas (Fig.97), excepto a 1.680 metros (estación de Tizi-n-tretten: pastizal). Los mayores efectivos se dan entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.926 metros (estación de Mischliffen). De hecho, el mayor número de ejemplares por localidad se da en Tagounit (con 57 ejemplares: un 57'57 % del total), a 1.780 metros de altitud: lo que corrobora las preferencias de *Sericotrupes niger* por los biomas boscosos. Kadiri (1989) sólo encuentra la especie, en el Marruecos oriental, a 960 metros (Ain-Kerma). En Marruecos, según Kocher (1958) y Baraud (1985), alcanzaría los 2.550 metros en el Alto Atlas. Su repartición altitudinal, en Europa, abarca desde la costa (Janssens, 1960; Baraud, 1977; Ávila y Sánchez-Piñero, 1988) hasta los 2.200 metros (Ávila, 1984; Ávila y Pascual, 1988a). Según Ruano *et al.* (1988) es abundante en zonas montañosas ibéricas.

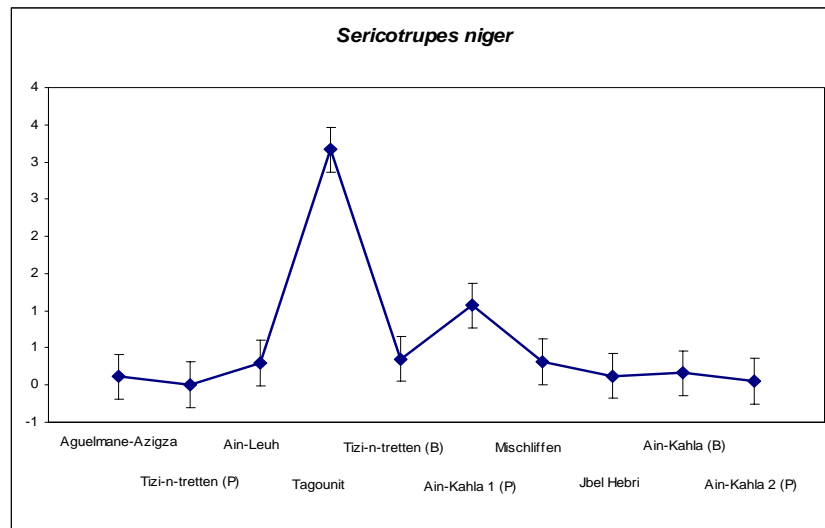


Fig. 97. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Sericotrupes niger* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Sericotrupes niger* (45,821 grs.) supone un 14,493 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 2,381 % del peso seco total. Se trata

del geotrópido de mayor importancia en cuanto a biomasa se refiere (Tabla XV), el segundo de los paracópridos (por detrás de *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus*), y la quinta entre todas las especies de esta comunidad coprófaga. Entre los paracópridos, es la especie dominante, en biomasa, en la estación forestal de Tagounit (1.780 metros).

Según nuestra matriz de datos (16 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se localizaría entre los 31,21 - 35,89 N y los 2,33 - 7,86 W (Fig.99). Es decir: desde la cordillera del Atlas hasta la costa mediterránea, y de Oujda hacia el oeste sin alcanzar el litoral atlántico. Puntualmente ha sido registrado en regiones pre-saharianas. No parece pues, como señala Baraud (1985), una especie tan común en Marruecos.

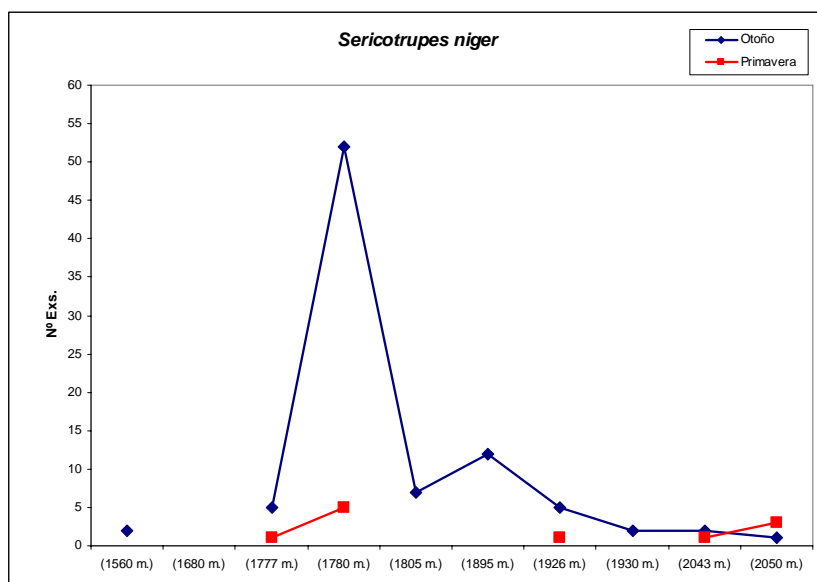


Fig. 98.
Número de ejemplares de *Sericotrupes niger* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

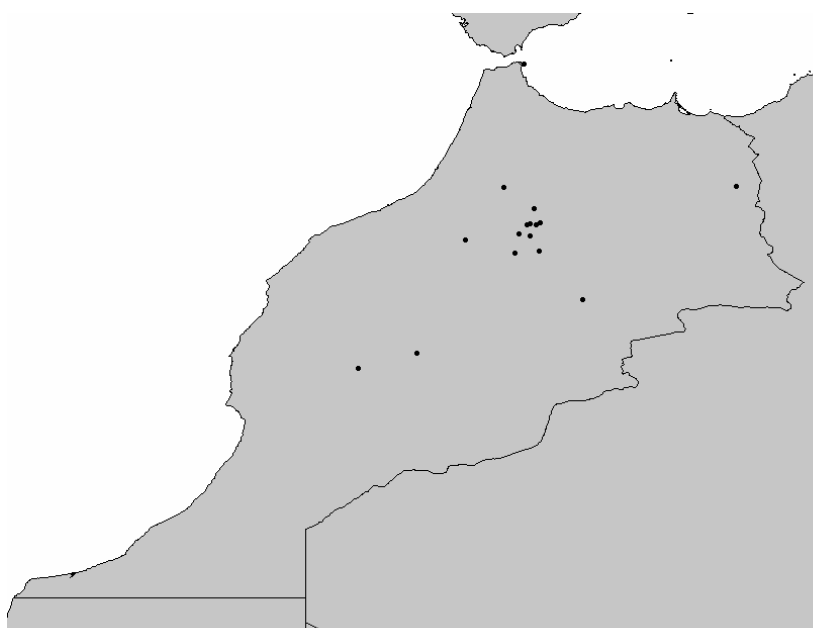


Fig. 99.
Distribución de *Sericotrupes niger* en Marruecos.

- **5.3.2.24.- *Stereopyge douei* (Gory, 1841)⁴⁷:** 523,75 mgrs. de peso seco.

Especie propia del Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez), que también se encuentra en Sicilia, Cerdeña y Malta (Baraud, 1985 y 1992; Agoglitta, 2006).

Según nuestro muestreo, se trata de un elemento claramente primaveral (95,83 %, n = 33), con una relictica presencia otoñal (4,17 %) (Fig.101). Sin embargo, en Sidi-Issa (Medio Atlas) aún siendo eminentemente primaveral, aparece puntualmente en septiembre, diciembre y enero (Mohammed, 1995). Esta última fenología coincide con la señalada por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera.

En cuanto al tipo de hábitat, únicamente la hemos encontrado en zonas de pastizal, nunca en áreas boscosas.

Altitudinalmente (Fig.100) lo registramos entre los 1.680 (estación de Tizi-n-tretten) y los 1.930 metros (Jbel Hebri), con las intercaladas ausencias en las localidades correspondientes a biomas cerrados. Mohammed (1995) lo colecta a 1.200 metros en Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas). Y Janati-Idrissi (2000), en la misma cordillera, entre los 1.664 y los 1.750 metros. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) colecta este elemento a 960 metros (Ain-Kerma). En Marruecos, Baraud (1985) la cita hasta los 1.500 metros, en el Medio Atlas.

En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño) el peso seco de las colectas de *Stereopyge douei* (17,284 grs.) supone un 5,467 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 0,898 % del peso seco total. Entre los paracópridos, es la especie dominante, en biomasa (Tabla XV), en la estación de Tizi-n-tretten (1.680 metros).

Las referencias recopiladas (20 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) indican que *Stereopyge douei* se distribuye, latitudinalmente, entre los 30,37 y los 34,92

⁴⁷ En opinión de Zunino (1984b) y Ziani (2005), esta especie debería rehabilitarse al género *Geotrupes*.

N y, longitudinalmente, entre los 2,02 y los 9,61 W (Fig.102). Sin alcanzar el litoral mediterráneo, desde Oujda hasta la costa atlántica (región de Agadir), adentrándose en el Sahara. No parece tan abundante como comenta Baraud (1992).

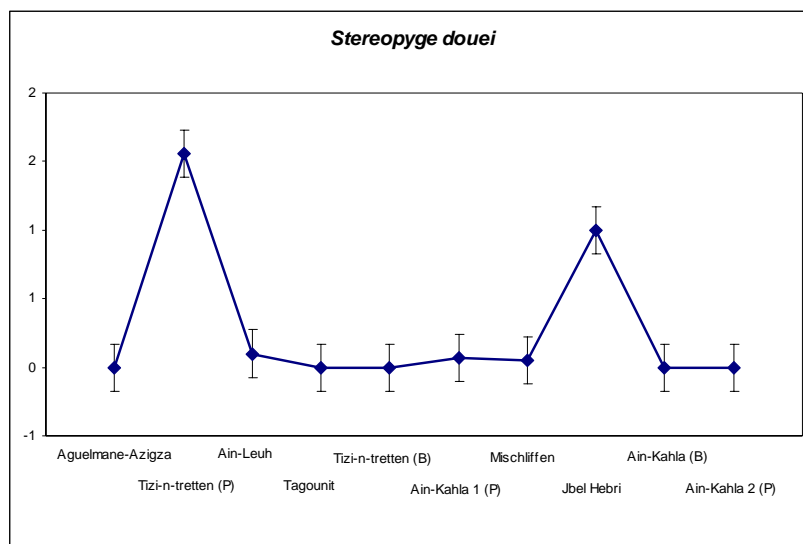


Fig. 100. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Stereopyge douei* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

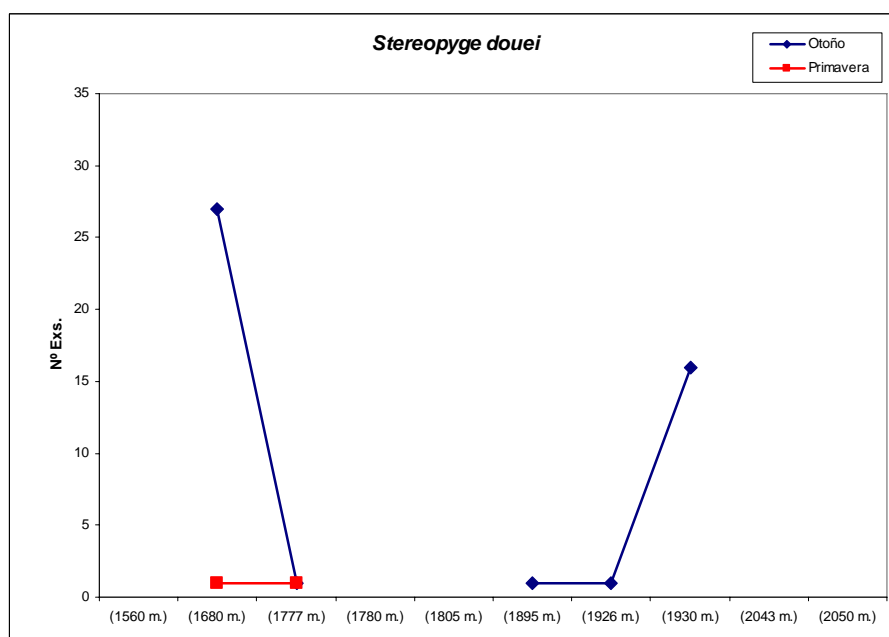


Fig. 101. Número de ejemplares de *Stereopyge douei* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

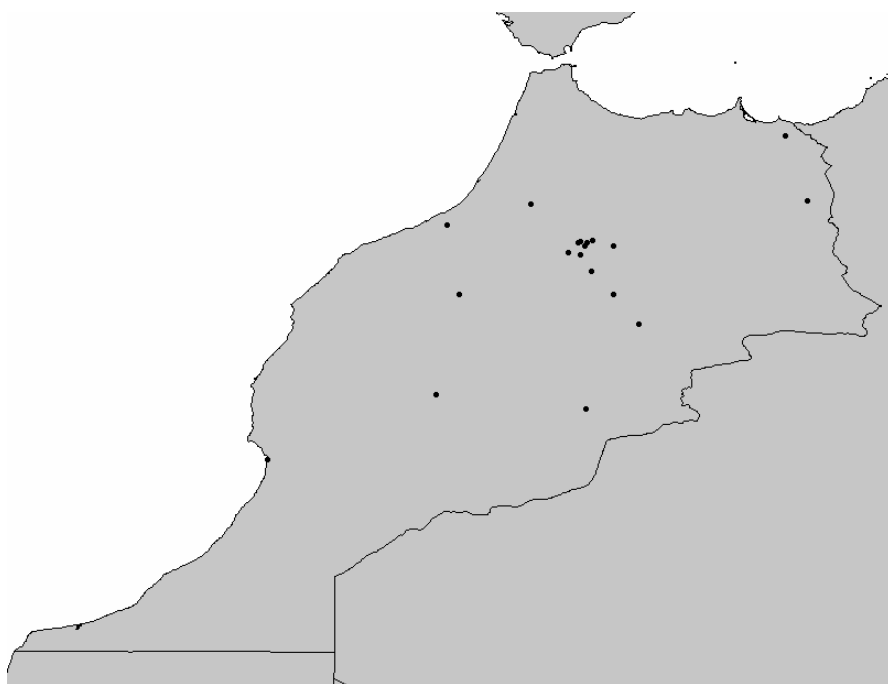


Fig. 102. Distribución de *Stereopyge douei* en Marruecos.

- **5.3.2.25.-** *Thorectes armifrons* Reitter, 1893: 125,2 mgrs. de peso seco.

Endemismo marroquí que, según nuestro estudio, muestra una marcada fenología otoñal (99,38 % de los efectivos), con un único ejemplar colectado en mayo (Fig.104), en el pastizal de Jbel Hebri (1.930 metros).

Si parece colonizar ambos tipos de hábitats, con cierta preferencia por los cerrados⁴⁸. Así, el mayor número de individuos (82: 50,93 %, n = 163) fue registrado en áreas de bosque, frente a 79 ejemplares (49,07 %) en pastizales. El considerable menor número de trampas (57) colocadas en biomas boscosos con respecto al de las situadas en los herbáceos (126), vendría a corroborar la preferencia de *Thorectes armifrons* por los primeros. De hecho, Baraud (1985) remarca su presencia en el bosque de Haouinèt, en el Gran Atlas central. Muchos de los representantes del género *Thorectes* y otros géneros próximos (*Baraudia*, *Jekelius*, *Silphotrupes* y *Zuninoeus*), muestran cierta preferencia por los medios boscosos (Crovetti *et al.*, 1984), recurriendo a excrementos de poco volumen y bajo contenido hídrico (Théodoridès, 1950; López-Colón, 1996).

⁴⁸ Según Crovetti *et al.* (1984), los *Thorectes* generalmente prefieren las áreas con cobertura vegetal.

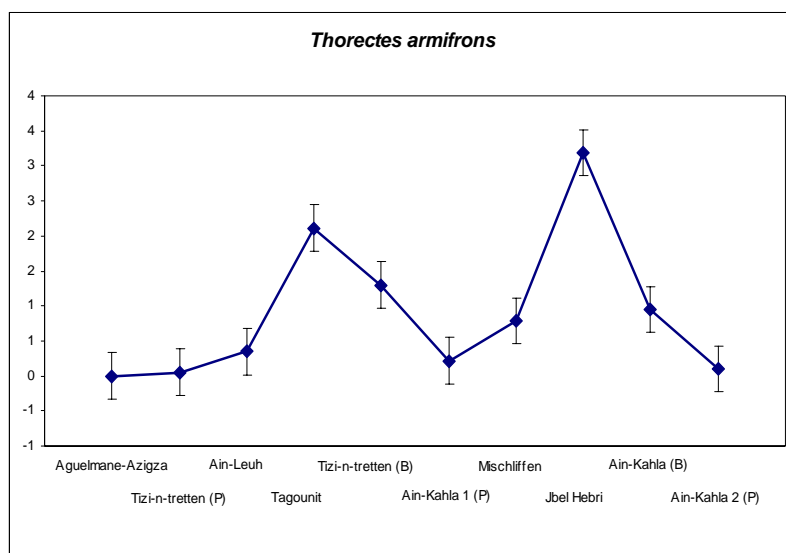


Fig. 103. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Thorectes armifrons* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Con respecto a la altitud, hemos registrado este elemento magrebí desde los 1.680 (estación de Tizi-n-tretten) hasta los 2.050 metros (Ain-Kahla) (Fig.103). Los máximos poblacionales se encontraron entre las cotas de 1.780 (Tagounit: bosque) y 2.043 metros (Ain-Kahla: bosque). Para esta especie, Baraud (1985) ofrece un rango de distribución altitudinal entre los 1.400 y los 2.000 metros.

En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Thorectes armifrons* (20,408 grs.) supone un 6,455 % de la biomasa total de los paracópridos (316,149 grs.) (Tabla XV). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 1,06 % del peso seco total. Entre los paracópridos, es la especie dominante, en biomasa (Tabla XV), en la estación de Tizi-n-tretten (1.805 metros); la segunda en Tagounit (1.780 metros).

Las escasas y puntuales referencias bibliográficas (12 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*) indican que esta especie se distribuiría, en Marruecos, entre la Península Tingitana y el Alto Atlas, sin alcanzar ambas costas. Latitudinalmente, entre los 30,83 y los 35,52 N y, longitudinalmente, entre los 4,5 y los 8,33 W (Fig.105). De hecho, Ruiz (1995) no la ha localizado en la región de Ceuta (España). Baraud (1985) la cita del Medio y Gran Atlas, lo que corrobora Ruiz (1998a). Su distribución, en fin, parece seguir la cordillera del Atlas. Algunas de las citas de *Thorectes laevigatus* (Tauzin, 1990) y de *Th. trituberculatus* (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati-Idrissi *et al.*,

1999) del Medio Atlas podrían corresponder, en realidad y por una determinación errónea, a *Th. armifrons*.

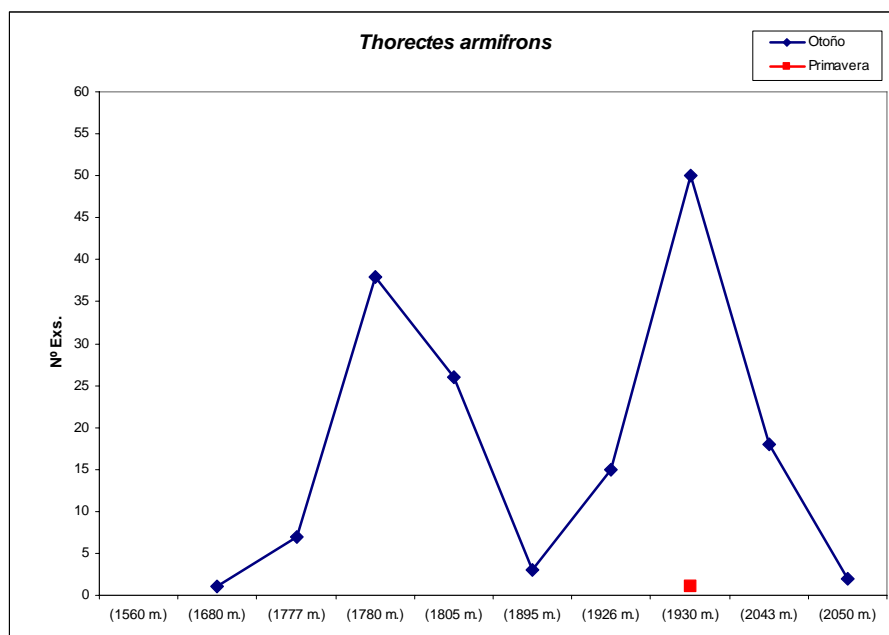


Fig. 104. Número de ejemplares de *Thorectes armifrons* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

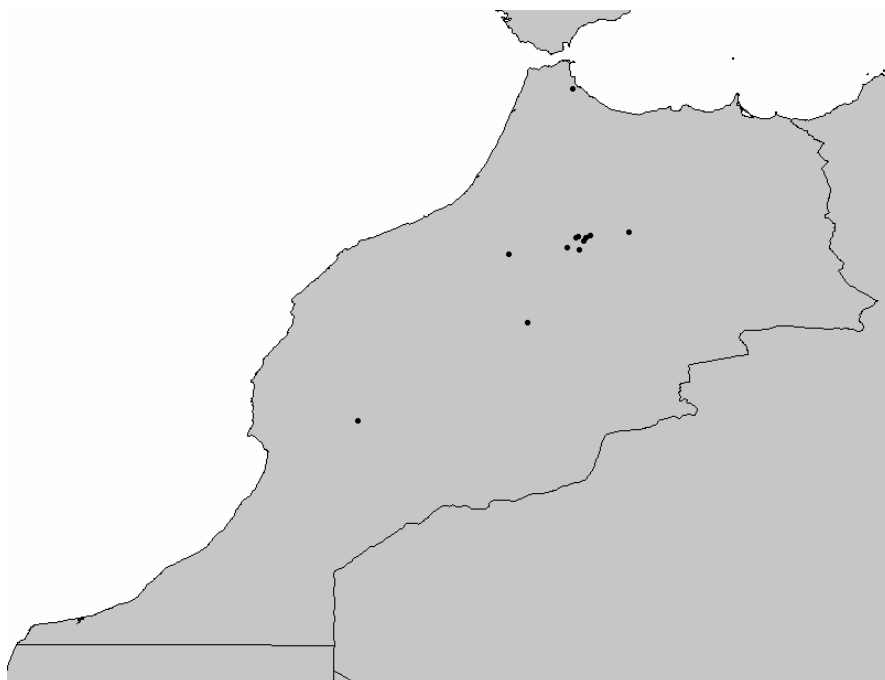


Fig. 105. Distribución de *Thorectes armifrons* en Marruecos.

Especie	1.560	1.680	1.777	1.780	1.805	1.895	1.926	1.930	2.043	2.050
	P	P	P	B	B	P	P	P	B	P
<i>Onitis alexis</i>	5.310,00	990	6.300,00			2.250,00	4.590,00	1.260,00	5.490,00	
<i>Onitis belial</i>					180	180	360		360	
<i>Onitis ion</i>	1.290,00							430	86	
<i>Onitis numida</i>		79								
<i>Cheironitis furcifer</i>	110	110	330			220				
<i>Cheironitis hungaricus</i> ssp. <i>Irroratus</i>	93,7									
<i>Bubas bison</i>			323,2		161,6	323,2		161,6		
<i>Euoniticellus fulvus</i>	375	50	1.425,00	25	25	1.000,00	550	50	775	
<i>Caccobius schreberi</i>	21	7	42	21	42	203		35	175	14
<i>Euonthophagus crocatus</i>	12.155,00	574,6	12.398,10	88,4	530,4	8.287,50	3.005,60	2.784,60	5.193,50	729,3
<i>Onthophagus atricapillus</i>	1.045,00		210		10	75	70		10	55
<i>Onthophagus hirtus</i>	195,5	425,5	8.993,00	540,5	1.311,00	989	2.622,00	1.414,50	2.001,00	23
<i>Onthophagus punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i>	7	7								
<i>Onthophagus latigena</i>			8							
<i>Onthophagus maki</i>	130	450	8.530,00	540	1.070,00	1.080,00	2.070,00	940	1.600,00	10
<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	1.585,00	1.489,90	17.847,10	317	412,1	6.340,00	11.253,50	9.002,80	7.766,50	63,4
<i>Onthophagus nebulosus</i>	148,05					21,15				
<i>Onthophagus nigellus</i>	7									
<i>Onthophagus opacicollis</i>	2.640,00	418,00	3.674,00	3.696,00	594	5.918,00	1.804,00	990	154	462
<i>Onthophagus similis</i>	53,2	15,2	942,4	1.580,80	319,2	980,4	250,8	38	98,8	144,4
<i>Onthophagus taurus</i>	86,4		280,8	151,2	43,2	216				
<i>Onthophagus vacca</i>	7.203,60	289,8	5.713,20	496,8	1.117,80	6.251,40	2.815,20	1.324,80	6.251,40	1.366,20
<i>Sericotrupes niger</i>	925,68		2.777,04	26.381,88	3.239,88	5.554,08	2.777,04	925,68	1.388,52	1.851,36
<i>Stereopyge douei</i>		14.665,00	1.047,50			523,75	523,75	523,75		
<i>Thorectes armifrons</i>	250,04	125,2	876,4	4.757,60	3.255,20	375,6	1.878,00	6.385,20	2.253,60	250,4

Tabla XV. Biomosas (en mgrs.) del total de efectivos, para las 25 especies de paracópidos registrados, según cotas altitudinales y tipo de hábitat (P: pastizal; B: bosque).

5.3.3.- Análisis por zonas

- **5.3.3.1.- Aguelmane-Azigza (pastizal): 1.560 metros.** Se trata de un pastizal, sobre suelos pedregosos, en la serie de regresión del cedral (*Cedrus atlantica*)-encinar (*Quercus ilex*).

Se han datado, en esta estación (Tabla XVI), diecinueve especies de paracópidos (un 76 % sobre el total, $n = 25$), pertenecientes a las cuatro tribus registradas: con un peso seco total de 33,381 gramos (10,559 % sobre la biomasa total del grupo, $n = 316,149$ gramos). Los *Onthophagini* son la tribu dominante en riqueza (3 géneros y 13 especies), en abundancia (1.156 ejemplares) y en biomasa (25,277 gramos). Seguidos por los *Onitini*, con 2 géneros, 4 especies, 76 individuos y 6,804 gramos. Los *Oniticeellini* sólo están representados por 15 ejemplares de *Euoniticellus fulvus*. Y los *Geotrupini* únicamente por 2 ejemplares de *Sericotrupes niger*.

La tétrada dominante, para el registro global (otoño y primavera), queda constituida como sigue, en orden de mayor a menor biomasa: *Euonthophagus crocatus* (550 ejemplares: 12,155 gramos), *Onthophagus vacca* (174 ejemplares: 7,204 gramos), *Onitis alexis* (59 ejemplares: 5,31 gramos) y *Onthophagus opacicollis* (120 ejemplares: 2,64 gramos). Cabe reseñar que las tres primeras especies, fenológicamente, son eminentemente primaverales, mientras que la última es otoñal. Y es que en octubre, además de la citada especie, cabe reseñar la importancia de *Onthophagus atricapillus* (209 ejemplares: 1,045 gramos).

- **5.3.3.2.- Tizi-n-tretten (pastizal): 1.680 metros.** Corresponde a una zona de predesierto con atochares (atocha o esparto: *Stipa* sp.).

En esta estación se han colectado (Tabla XVI) catorce especies paracópidas (un 56 % sobre el total, $n = 25$), pertenecientes a las cuatro tribus: con un peso seco total de 19,689 gramos (6,228 % sobre el total, $n = 316,149$ gramos). Los *Onthophagini* son la tribu dominante en riqueza (3 géneros y 8 especies) y en abundancia (184 ejemplares), los segundos en biomasa (3,67 gramos). Seguidos por los *Geotrupini*, los dominantes en biomasa (14,79 gramos): con 2 géneros, 2 especies y 29 individuos. Los *Onitini* cuentan con 2 géneros, 3 especies y 13 ejemplares: 1,179 gramos. Por último, los *Oniticeellini* sólo están representados por 2 ejemplares de *Euoniticellus fulvus*.

La sucesión dominante, para el registro global (otoño y primavera), queda constituida como sigue: *Stereopyge douei* (28 ejemplares: 14,665 gramos), *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (47 ejemplares: 1,489 gramos), *Onitis alexis* (11 ejemplares: 0,99 gramos) y *Euonthophagus crocatus* (26 ejemplares: 0,575 gramos).

Hay que destacar que la primera de las especies citadas, el geotrópido, es de fenología otoñal, mientras que el resto son primaverales.

- **5.3.3.3.- Ain-Leuh (pastizal): 1.777 metros.** Se trata de un pastizal situado en bosque de cedros plateados (*Cedrus atlantica*).

Esta estación es, en lo referido a los paracópridos, la primera en cuanto a biomasa y número de ejemplares (Tabla XVI). También en riqueza genérica, junto con el pastizal de Ain-Kahla (1.895 metros): superándola esta última en dos especies.

Se recolectaron dieciocho especies de paracópridos (un 72 % sobre el total, n = 25), pertenecientes a las cuatro tribus: con un peso seco total de 71,718 gramos (22,685 % sobre el total, n = 316,149 gramos). Los *Onthophagini* son la tribu dominante en riqueza (3 géneros y 11 especies), en abundancia (3.250 ejemplares) y en biomasa (58,639 gramos). Seguidos por los *Onitini*: con 3 géneros, 3 especies, 75 ejemplares y 6,953 gramos de peso seco. En tercer lugar se sitúan los *Geotrupini*: 3 géneros, 3 especies, 15 individuos y 4,701 gramos en biomasa. Por último, los *Oniticellini* sólo están representados por 57 ejemplares de *Euoniticellus fulvus*: 1,425 gramos.

La tétrada dominante quedaría constituida, para el registro global (otoño y primavera), por especies de fenología predominantemente primaveral: *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (563 ejemplares: 17,847 gramos), *Euonthophagus crocatus* (561 ejemplares: 12,398 gramos), *Onthophagus hirtus* (782 ejemplares: 8,993 gramos) y *Onthophagus maki* (853 ejemplares: 8,53 gramos). En otoño el relevo lo toma una sucesión completamente distinta que sería, de mayor a menor biomasa, la siguiente: *Onthophagus opacicollis* (112 ejemplares: 2,464 gramos), *Sericotrupes niger* (5 ejemplares: 2,314 gramos), *Onthophagus similis* (116 ejemplares: 0,882 gramos), *Thorectes armifrons* (7 ejemplares: 0,876 gramos) y *Stereopyge douei* (1 ejemplar: 0,524 gramos).

- **5.3.3.4.- Tagounit (bosque): 1.780 metros.** Medio cerrado, de transición boscosa, correspondiente al límite entre el cedral y el encinar.

En esta cota boscosa (Tabla XVI), la de menor altitud entre los biomas cerrados, se registraron doce especies de paracópridos (un 48 % sobre el total, n = 25), de todas las tribus menos de los *Onitini*: con una biomasa total de 38,596 gramos (12,208 % so-

bre el total, $n = 316,149$ gramos). Los *Onthophagini* resultan ser la tribu dominante en riqueza (3 géneros y 9 especies) y abundancia (513 ejemplares), los segundos en peso seco (7,432 gramos). Es en biomasa donde dominan los dos géneros y las dos especies de *Geotrupini*, con 31,139 gramos; siendo los segundos en abundancia (95 ejemplares). Finalmente se encontrarían los *Oniticellini*, con únicamente 25 ejemplares de *Euoniticellus fulvus* (0,025 gramos).

Dos *Onthophagini*, de fenología predominantemente primaveral, y dos *Geotrupini*, otoñales por contra, constituyen la sucesión dominante entre los paracópridos de esta comunidad coprófaga: *Onthophagus opacicollis* (168 ejemplares: 3,696 gramos), *Onthophagus similis* (208 ejemplares: 1,581 gramos), *Sericotrupes niger* (57 ejemplares: 26,382 gramos) y *Thorectes armifrons* (38 ejemplares: 4,758 gramos). En esta estación de Tagounit parece darse el relevo estacional más significativo entre los paracópridos: Escarabeidos en mayo frente a geotrúpidos en octubre. Si bien es de remarcar la competitiva relevancia, en ambas estaciones, de dos telecópridos (Romero-Samper & Lobo, 2006): *Scarabaeus laticollis* (278 ejemplares: 48,094 gramos) y *Sisyphus schaefferi* (650 ejemplares: 18,85 gramos).

- **5.3.3.5.- Tizi-n-tretten (bosque): 1.805 metros.** Se trata de un bosque de cedros (*Cedrus atlantica*), donde también pueden encontrarse encinas (*Quercus ilex*).

Se han colectado (Tabla XVI) dieciseis especies de paracópridos (un 64 % sobre el total, $n = 25$), de las cuatro tribus: con un peso seco total de 12,318 gramos (3,896 % sobre el total, $n = 316,149$ gramos). En riqueza (3 géneros y 11 especies) y abundancia (365 ejemplares) dominan los *Onthophagini*, siendo el segundo grupo en lo que a biomasa se refiere (5,457 gramos). Les siguen los *Geotrupini* (2 géneros, 2 especies y 33 ejemplares), que dominan en peso seco (6,495 gramos). En tercer lugar se encontrarían los *Onitini*: 2 géneros, 2 especies, 2 ejemplares y 0,342 gramos. Nuevamente, los *Oniticellini* son los menos representativos: 1 género, 1 especie, 1 ejemplar y 0,025 gramos de peso seco.

Un quinteto de especies constituye la sucesión representativa entre los paracópridos de la comunidad coprófaga en esta estación. De mayor a menor biomasa serían las siguientes: *Thorectes armifrons* (26 ejemplares: 3,255 gramos), *Sericotrupes niger* (7 ejemplares: 3,239 gramos), *Onthophagus hirtus* (114 ejemplares: 1,311 gramos),

Onthophagus vacca (27 ejemplares: 1,118 gramos) y *Onthophagus maki* (107 ejemplares: 1,07 gramos). Los dos primeros, geotrópidos, únicamente se encuentran en otoño; en tanto que los tres *Onthophagini* exclusivamente en primavera.

- **5.3.3.6.-** Ain-Kahla (pastizal): 1.895 metros. Pastizal situado en bosque de cedros.

Se trata de la segunda localidad en cuanto a biomasa y abundancia, pero la primera en riqueza específica (Tabla XVI). Comparte el máximo número de géneros con el pastizal de Ain-Leuh (1.777 metros).

En esta estación se registraron veinte especies de paracópidos (un 80 % sobre el total, $n = 25$) de todas las tribus: con un peso seco total de 40,894 gramos (12,935 % sobre el total, $n = 316,149$ gramos). La tribu dominante en riqueza (3 géneros, 12 especies), abundancia (1.387 ejemplares) y biomasa (30,468 gramos) son los *Onthophagini*. Les siguen los *Onitini* en riqueza (3 géneros y 4 especies), no así en abundancia (30 ejemplares) ni en peso seco (2,973 gramos). La segunda tribu en abundancia serían los *Oniticellini* (40 ejemplares), seguidos por los *Geotrupini* (16 ejemplares): estos últimos están representados por los tres géneros y las tres especies registradas en este muestreo. Por lo que se refiere a la biomasa, tras los *Onthophagini* les sucederían: los *Geotrupini* (6,453 gramos), los *Onitini* (2,973 gramos) y los *Oniticellini* (1 gramo).

La tétrada dominante, para el registro global (otoño y primavera), quedaría constituida, de mayor a menor biomasa, por las siguientes especies: *Euonthophagus crocatus* (375 ejemplares: 8,288 gramos), *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (200 ejemplares: 6,34 gramos), *Onthophagus vacca* (151 ejemplares: 6,251 gramos) y *Sericotrupes niger* (12 ejemplares: 5,554 gramos). Los tres *Onthophagini* son de fenología predominantemente primaveral, mientras que el *Geotrupini* es exclusivamente otoñal. En octubre la sucesión dominante resultaría distinta contando, aparte del citado geotrópido, con: *Onthophagus opacicollis* (249 ejemplares: 5,918 gramos), *Onthophagus similis* (129 ejemplares: 0,98 gramos) y *Thorectes armifrons* (3 ejemplares: 0,376 gramos).

- **5.3.3.7.-** Mischliffen (pastizal): 1.926 metros. Pastizal situado en bosque de cedros.

Se han colectado (Tabla XVI) catorce especies paracópidas (un 56 % sobre el total, $n = 25$), de las cuatro tribus: con una biomasa total de 34,569 gramos (un 10,935 % sobre el total, $n = 316,149$ gramos). En términos de riqueza y biomasa, la representatividad de las tribus sería la siguiente: *Onthophagini* (2 géneros, 8 especies: 23,891 gramos), *Geotrupini* (3 géneros, 3 especies: 5,179 gramos), *Onitini* (1 género, 2 especies: 4,95 gramos) y *Oniticellini* (1 género, 1 especie: 0,55 gramos). Por lo que se refiere a la abundancia: *Onthophagini* (1.123 ejemplares), *Onitini* (53 ejemplares), *Oniticellini* y *Geotrupini* (22 ejemplares cada una).

Una tétrada constituiría, en el registro global (otoño y primavera), la sucesión dominante en la comunidad coprófaga de esta localidad. Por orden de biomasa: *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (355 ejemplares: 11,254 gramos), *Onitis alexis* (51 ejemplares: 4,59 gramos), *Euonthophagus crocatus* (136 ejemplares: 3,006 gramos) y *Onthophagus vacca* (68 ejemplares: 2,815 gramos). No siendo desdeñable la importancia de: *Sericotrupes niger* (6 ejemplares: 2,777 gramos), *Onthophagus hirtus* (228 ejemplares: 2,622 gramos) y *Onthophagus maki* (207 ejemplares: 2,07 gramos). Exceptuando al geotrópido, son todas especies de fenología predominantemente primaveral. Durante el otoño, la sucesión dominante estaría conformada por: *Thorectes armifrons* (15 ejemplares: 1,878 gramos), *Onthophagus opacicollis* (82 ejemplares: 1,804 gramos) y *Onthophagus similis* (29 ejemplares: 0,22 gramos).

- **5.3.3.8.- Jbel Hebri (pastizal): 1.930 metros.** Zona de vegetación arbustiva, en biomas abiertos, caracterizada por el cambrón (*Adenocarpus* sp.).

Quince especies de paracópidos (un 60 % sobre el total, $n = 25$), pertenecientes a las cuatro tribus, han sido registradas (Tabla XVI): con un peso seco total de 34,122 gramos (un 10,793 % sobre el total, $n = 316,149$ gramos). Los *Onthophagini* son los dominantes en riqueza (3 géneros, 8 especies), abundancia (714 ejemplares) y biomasa (16,53 gramos). La segunda tribu en importancia son los *Geotrupini*, con: 3 géneros, 3 especies, 69 ejemplares y 15,691 gramos. Les siguen los *Onitini* (2 géneros, 3 especies, 20 ejemplares y 1,852 gramos) y los *Oniticellini* (1 género, 1 especie, 2 ejemplares y 0,05 gramos).

La tétrada dominante, en el registro global (otoño y primavera), quedaría constituida por las siguientes especies: *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (284 ejemplares: 9,003 gramos), *Stereopyge douei* (16 ejemplares: 8,38 gramos), *Thorectes armifrons* (51 ejemplares: 6,385 gramos) y *Euonthophagus crocatus* (126 ejemplares: 2,785 gramos). Dos *Onthophagini* de fenología primaveral y dos *Geotrupini* otoñales.

- **5.3.3.9.- Ain-Kahla (bosque): 2.043 metros.** Bosque de cedros.

En esta estación se registraron quince especies de paracópidos (un 60 % sobre el total, n = 25), de las cuatro tribus (Tabla XVI): con una biomasa total de 33,603 gramos (un 10,628 % sobre el total, n = 316,149 gramos). Los *Onthophagini* son la tribu dominante en riqueza (3 géneros, 9 especies), abundancia (1.012 individuos) y peso seco (23,25 gramos). Por riqueza y biomasa les seguirían los *Onitini* (1 género, 3 especies: 5,936 gramos), *Geotrupini* (2 géneros, 2 especies: 3,642 gramos) y *Oniticeellini* (1 género, 1 especie: 0,775 gramos). Y por abundancia: *Onitini* (64 ejemplares), *Oniticeellini* (31 ejemplares) y *Geotrupini* (21 ejemplares).

En el registro global (otoño y primavera), la terna dominante quedaría constituida por: *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (245 ejemplares: 7,767 gramos), *Onthophagus vacca* (151 ejemplares: 6,251 gramos) y *Euonthophagus crocatus* (235 ejemplares: 5,194 gramos). Tres especies de fenología primaveral. En otoño, son los dos geotrúpidos los dominantes en la comunidad coprófaga de esta localidad: *Thorectes armifrons* (18 ejemplares: 2,254 gramos) y *Sericotrupes niger* (2 ejemplares: 0,926 gramos).

- **5.3.3.10.- Ain-Kahla (pastizal): 2.050 metros.** Se trata de un pastizal montano en bosque de cedros.

Es la estación más pobre en cuanto a riqueza (géneros y especies), abundancia y biomasa (Tabla XVI).

Once especies de paracópidos (un 44 % sobre el total, n = 25), de sólo dos tribus, fueron registradas en esta localidad: con una biomasa total de 4,969 gramos (un 1,572 % sobre el total, n = 316,149 gramos). En esta cota, la de mayor altura muestreada, dominan los *Onthophagini* en riqueza (3 géneros, 9 especies), abundancia (124

ejemplares) y peso seco (2,867 gramos). Si bien, prácticamente en ninguna de las variables quedan muy apartados los *Geotrupini*: 2 géneros, 2 especies, 6 ejemplares y 2,102 gramos.

	RIQUEZA		ABUNDANCIA Nº ejemplares	BIOMASA (gramos)	Sucesión global (primavera y otoño) dominante
	Nº géneros	Nº especies			
Aguelmane-Azigza (P) 1.560 m.	6	19	1.249	33,381	<i>Euonthophagus crocatus</i> <i>Onthophagus vacca</i> <i>Onitis alexis</i> <i>Onthophagus opacicolis</i>
Tizi-n-tretten (P) 1.680 m.	8	14	228	19,689	<i>Stereopyge douei</i> <i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> <i>Onitis alexis</i> <i>Euonthophagus crocatus</i>
Ain-Leuh (P) 1.777 m.	10	18	3.397	71,718	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> <i>Euonthophagus crocatus</i> <i>Onthophagus hirtus</i> <i>Onthophagus maki</i>
Tagounit (B) 1.780 m.	6	12	633	38,596	<i>Onthophagus opacicolis</i> <i>Onthophagus similis</i> <i>Sericotrupes niger</i> <i>Thorectes armifrons</i>
Tizi-n-tretten (B) 1.805 m.	8	16	401	12,318	<i>Thorectes armifrons</i> <i>Sericotrupes niger</i> <i>Onthophagus hirtus</i> <i>Onthophagus vacca</i> <i>Onthophagus maki</i>
Ain-Kahla (P) 1.895 m.	10	20	1.473	40,894	<i>Euonthophagus crocatus</i> <i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> <i>Onthophagus vacca</i> <i>Sericotrupes niger</i>
Mischlifien (P) 1.926 m.	7	14	1.220	34,569	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> <i>Onitis alexis</i> <i>Euonthophagus crocatus</i> <i>Onthophagus vacca</i>
Jbel Hebri (P) 1.930 m.	9	15	805	34,122	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> <i>Stereopyge douei</i> <i>Thorectes armifrons</i> <i>Euonthophagus crocatus</i>
Ain-Kahla (B) 2.043 m.	7	15	1.128	33,603	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> <i>Onthophagus vacca</i> <i>Euonthophagus crocatus</i>
Ain-Kahla (P) 2.050 m.	5	11	130	4,969	<i>Sericotrupes niger</i> <i>Onthophagus vacca</i> <i>Euonthophagus crocatus</i> <i>Thorectes armifrons</i>

Tabla XVI. Riquezas (genéricas y específicas), abundancias y biomásas (en grs.) del total de efectivos paracópridos, para las 10 localidades muestreadas, según cotas altitudinales y tipo de hábitat (P: pastizal; B: bosque). Se indican, asimismo, las sucesiones globales dominantes.

En un análisis global (otoño y primavera), dominan en biomasa las siguientes cuatro especies: *Sericotrupes niger* (1,851 gramos), *Onthophagus vacca* (1,366 gramos), *Euonthophagus crocatus* (0,729 gramos) y *Thorectes armifrons* (0,25 gramos). En esta zona, las tres primeras muestran una fenología predominantemente primaveral, otoñal la última. Otros dos *Onthophagini* completarían la sucesión dominante en octubre: *Onthophagus opacicollis* (19 ejemplares: 0,418 gramos) y *Onthophagus similis* (13 ejemplares: 0,099 gramos).

5.3.4.- Análisis biogeográfico

A la hora de conocer la caracterización biogeográfica de los *Scarabaeidae* y *Geotrupidae* paracópridos, que han sido registrados en el presente estudio, hemos recurrido, con algunas modificaciones, a las clasificaciones propuestas por La Greca (1964) y Galante y Stebnicka (1993). El empleo de estas categorías ha sido común en los estudios de la fauna coprófaga magrebí (Kadiri, 1989; Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Ruiz, 1995; Janati-Idrissi, 2000), si bien no siempre con adjudicaciones coincidentes.

Las veinticinco especies de paracópridos que localizamos en el Medio Atlas pueden clasificarse en las siguientes categorías biogeográficas (Tabla XVII):

- Afrotropicales: especies distribuidas por el norte de África, Asia Menor y Oriente Próximo.
- Mediterráneo-occidentales: especies distribuidas por ambas riberas del Mediterráneo occidental.
- Pontomediterráneas: especies distribuidas por las cuencas del Mar Negro y del Mar Mediterráneo.
- Surmediterráneas: especies circunmediterráneas distribuidas por los países más meridionales de Europa y sus islas, alcanzando el norte de África, Próximo Oriente y Asia Menor.
- Euromediterráneo-turánicas: especies distribuidas por toda la Europa centromeridional e insular, norte de África y alcanzando, hacia el este, Oriente Medio.
- Euronormediterráneas: especies distribuidas desde el norte de Europa hasta el Magreb, alcanzando el Próximo Oriente.

- Euromediterráneo-occidentales: especies distribuidas por toda la Europa occidental y el norte de África.
- Euro-turánicas: especies distribuidas por toda Europa hasta el Medio Oriente, colonizando puntualmente Marruecos.
- Paleártico-occidentales: especies que se distribuyen por Europa, norte de África, centro de Asia y región occidental de Siberia.
- Magrebíes: especies distribuidas exclusivamente por el norte de África (de Marruecos a Libia).
- Íbero-norteafricanas: especies distribuidas por la Península Ibérica y una franja reducida en el norte de África (de Marruecos a Túnez).

En abundancia total dominan los elementos endémicos y neoendémicos, en sentido amplio, seguidos por distintas categorías de mediterráneos. Sucesión prácticamente idéntica si se consideran las biomásas totales. Considerando la globalidad de los datos, pueden concretarse algunas reflexiones sobre la fauna paracóprida en el Medio Atlas:

1. Los elementos magrebíes e íbero-norteafricanos suponen, en conjunto, un 40 % de las especies paracópridas colectadas (diez sobre $n = 25$), con una abundancia total de 6.203 ejemplares y un peso seco de 168,52 gramos. Son, por tanto, el grupo dominante en esta área, lo que viene a confirmar las observaciones de Hanski (1991a), en el sentido de una mayor dominancia de los telecópridos y paracópridos en latitudes más meridionales.
2. Un segundo grupo quedaría constituido por elementos mediterráneos estrictos: mediterráneo-occidentales, pontomediterráneos y euromediterráneo-occidentales. Serían el segundo grupo en importancia en cuanto a riqueza: un 36 % de las especies paracópridas colectadas (nueve sobre $n = 25$). Así como en abundancia: 2.747 individuos. No así en biomasa (105,01 gramos).
3. Finalmente, se podrían agrupar las restantes cinco categorías como elementos de amplia distribución: surmediterráneos, euromediterráneos-turánicos, euronor-mediterráneos, euro-turánicos y paleártico-occidentales. Todas las especies englobables en las mismas presentan una distribución que se extiende más allá de las regiones pónicas y turánicas, alcanzando Asia Menor, Oriente Próximo y

Medio, Cáucaso y Siberia occidental. En conjunto, este megagrupo contaría con seis especies (24 % sobre n = 25), 1.663 ejemplares y 136,56 gramos.

4. A diferencia de los endocópridos *Aphodiidae*, según hemos constatado, no se encuentran elementos holárticos ni cosmopolitas. Es decir, especies con una distribución extremadamente amplia.

Elementos Biogeográficos	Especies	Abundancia	Biomasa total (mgrs.)	Total abundancia/ categoría biogeográfica	Total biomasa/ categoría biogeográfica (grs.)
Afrotropicales	<i>Onitis alexis</i>	291	26.190,00	291	26,19
Mediterráneo-occidentales	<i>Onitis belial</i>	6	1.080,00	1.702	36,59
	<i>Onitis ion</i>	21	1.806,00		
	<i>Onthophagus maki</i>	1.642	16.420,00		
	<i>Stereopyge douei</i>	33	17.283,75		
Pontomediterráneos	<i>Cheironitis furcifer</i>	7	770,00	946	22,26
	<i>Bubas bison</i>	6	969,60		
	<i>Onthophagus nebulosus</i>	8	169,20		
	<i>Onthophagus opacicollis</i>	925	20.350,00		
Surmediterráneos	<i>Cheironitis hungaricus</i> ssp. <i>irroratus</i>	1	93,70	1	93,70
Euromediterráneo-turánicos	<i>Euoniticellus fulvus</i>	171	4.275,00	207	5,05
	<i>Onthophagus taurus</i>	36	777,60		
Euronormediterráneos	<i>Onthophagus similis</i>	582	4.423,20	582	4,42
Euromediterráneo-occidentales	<i>Sericotrupes niger</i>	99	45.821,16	99	45,82
Euro-turánicos	<i>Onthophagus vacca</i>	793	32.830,20	793	32,83
Paleártico-occidentales	<i>Caccobius schreberi</i>	80	560,00	80	0,56
Magrebíes	<i>Onitis numida</i>	1	79,00	2.529	67,71
	<i>Euonithophagus crocatus</i>	2.070	45.747,00		
	<i>Onthophagus atricapillus</i>	295	1.475,00		
	<i>Thorectes armifrons</i>	163	20.407,60		
Íbero-norteafricanos	<i>Onthophagus hirtus</i>	1.610	18.515,00	3.383	74,62
	<i>Onthophagus punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i>	2	14,00		
	<i>Onthophagus latigena</i>	1	8,00		
	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	1.769	56.077,30		
	<i>Onthophagus nigellus</i>	1	7,00		

Tabla XVII. Elementos biogeográficos entre los que se reparten los paracópridos registrados en el muestreo al que se refiere el presente estudio. Se indican, asimismo, las abundancias y biomasa.

En nuestro estudio hemos colectado veinticinco especies de paracópridos (Tabla XIII), entre las familias *Scarabaeidae* y *Geotrupidae*. Sin embargo, cabe señalar que en el Medio Atlas se han realizado, al menos, otros tres muestreos. Fatima (1995) y Mohammed (1995) registran dieciocho especies de paracópridos, Janati-Idrissi *et al.* (1999) reseñan hasta veinticuatro. Estos datos vienen a confirmar nuestras estimas de riqueza (véase “Material colectado y fiabilidad de los inventarios”). Cinco especies de paracó-

pidos han sido señaladas por estos autores y no colectadas por nosotros: *Copris hispanus* (mediterráneo-occidental), *Euoniticellus pallens* (de amplia distribución: paleártica, afrotropical y oriental), *Onthophagus* (*Palaeonthophagus*) *aerarius* (norteafricana hasta Oriente Próximo), *O.* (*Amphionthophagus*) *melitaeus* (íbero-norteafricana) y *Thorectes trituberculatus* (magrebí). Sobre esta última especie, cabe volver a señalar la posible confusión en su determinación con *Th. armifrons*, como ya apuntábamos más arriba.

Con estos datos, en el análisis biogeográfico global, considerando hasta treinta especies de paracópidos, la sucesión sería la siguiente: 40 % de elementos magrebíes e íbero-norteafricanos (doce especies sobre $n = 30$); 30 % de elementos estrictamente mediterráneos (nueve especies); 30 % de amplia distribución (nueve especies). Proporción muy similar a la registrada en nuestro estudio, si nos circunscribimos a las veinticinco especies colectadas.

Como conclusión final, debemos señalar que la Cordillera del Atlas, por su privilegiada situación en el contexto biogeográfico paleártico, posibilita la existencia de una notable riqueza de paracópidos (Tabla XVIII): entre el 52,08 (25 especies) y el 62,5 % (30 especies, sobre $n = 48$) de la fauna marroquí. Llama la atención la gran gran riqueza de este grupo en la Península Ibérica, en comparación con Marruecos y Francia, donde el número de especies es prácticamente el mismo.

Área geográfica	Nº de especies
Toda Europa (1)	144
Francia (2)	49
Península Ibérica (3)	75
Norte de África (4)	61
Marruecos (4)	48
Medio Atlas (5)	¿25-30?

Tabla XVIII. Número de especies de paracópidos (familias: Scarabaeidae y Geotrupidae) presentes en diferentes áreas geográficas entre Europa y el norte de África. Datos elaborados a partir de: (1) Baraud (1992) y Martín-Piera y López-Colón (2000); (2) Paulian & Baraud (1982); (3) Martín-Piera y López-Colón (2000); (4) Baraud (1985); (5) presente estudio, Fatima (1995); Mohammed (1995), Janati-Idrissi et al. (1999).

5.3.5.- Importancia de los Escarabeidos paracópridos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas

En otoño registramos diecisiete especies de Escarabeidos paracópridos, resultando ser el grupo más representativo, con un 53,13 % sobre el total de riqueza específica registrada ($n = 32$ especies). En cuanto a abundancia, en octubre se colectaron 1.597 ejemplares de paracópridos, lo que supone, sobre un total de 112.806 individuos (en el cómputo global), un 1,42 % de los componentes de estas comunidades coprófagas. Por lo que se refiere a la biomasa, en esta estación el peso seco de los paracópridos es de 90,5 gramos, un 5,77 % del peso seco total registrado (1.568,83 gramos).

En primavera, se encontraron veinticuatro especies de paracópridos, siendo el grupo principal con un 55,81 % de la riqueza total (43 especies). Se registraron 9.029 individuos, un 78,76 % de la abundancia total (11.464 ejemplares). Respecto a la biomasa, con 218,21 gramos: el peso seco de los paracópridos supone un 62,78 % del total (347,55 gramos).

En el cómputo global (otoño y primavera), los paracópridos representan un 49,02 % de la riqueza de especies ($n = 51$), un 8,55 % del número de ejemplares ($n = 124.270$), un 16,11 % de la biomasa. Así pues, lo más revelante del grupo es su riqueza específica.

Por lo que se refiere al tipo de hábitat, los paracópridos, en conjunto, se decantan por los medios abiertos. En los pastizales se registraron todas las especies y un 79,89 % de los ejemplares ($n = 10.626$). En los bosques se colectaron diecisiete de las veinticuatro especies.

Aunque no en biomasa, en abundancia los paracópridos superan a los telecópridos. En consecuencia, consumen y entierran un volumen mayor de excremento, independientemente de lo complejo que sean las nidificaciones de las distintas especies. Este aspecto resulta fundamental en el mantenimiento de los ecosistemas pratenses en el Medio Atlas. Varios autores han estudiado el papel fundamental de los *Scarabaeidae* coprófagos, de manera especial los paracópridos, en la mineralización de los excrementos y en el incremento de la biomasa de las especies pascícolas (Gillard, 1967; Bornemissza, 1976; Fincher, 1981; Rougon, 1987; Rougon *et al.*, 1988). Según Martín-

Piera y López-Colón (2000), una pareja de *Copris lunaris*, género no registrado por nosotros en el Medio Atlas pero si por otros autores (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati *et al.*, 1999), es capaz de enterrar entre 75 y 140 gramos de estiércol al día. Como ya señalamos, una pareja de *Onthophagus taurus* (especie registrada en el presente estudio) entierra una media de 36,8 gramos de estiércol en su periodo reproductor (Hunt & Simmons, 2002), dependiendo de la naturaleza del suelo (Fincher, 1973; Bertone *et al.*, 2006). Doube (1990) indica que la razón peso vivo de un coleóptero *Scarabaeidae*/cantidad de excremento dispersado varía entre 1/5 y 1/1.000.

A tenor de la riqueza y abundancia registradas, cabe interpretar que las poblaciones de paracópridos, en el Medio Atlas, se mantienen en un buen estado de conservación. Buena prueba de ello es el registro de un considerable número de especies y ejemplares, tanto en ambas estaciones como en ambos tipos de hábitat. Lo que vendría a corroborar, tal como ocurre con los telecópridos, un mejor estado del grupo en el área de estudio que en la Península Ibérica. Si en el Medio Atlas ambos grupos se mantienen en un buen estado de conservación, en Iberia es claro el declive de los telecópridos (Fig.30) frente a los paracópridos (Fig.106). Muy posiblemente la explicación resida en un menor empleo de insecticidas entre los rebaños ovinos del Medio Atlas. Vermicidas que, como señalábamos más arriba, resultan letales para los coleópteros y dípteros coprófagos.

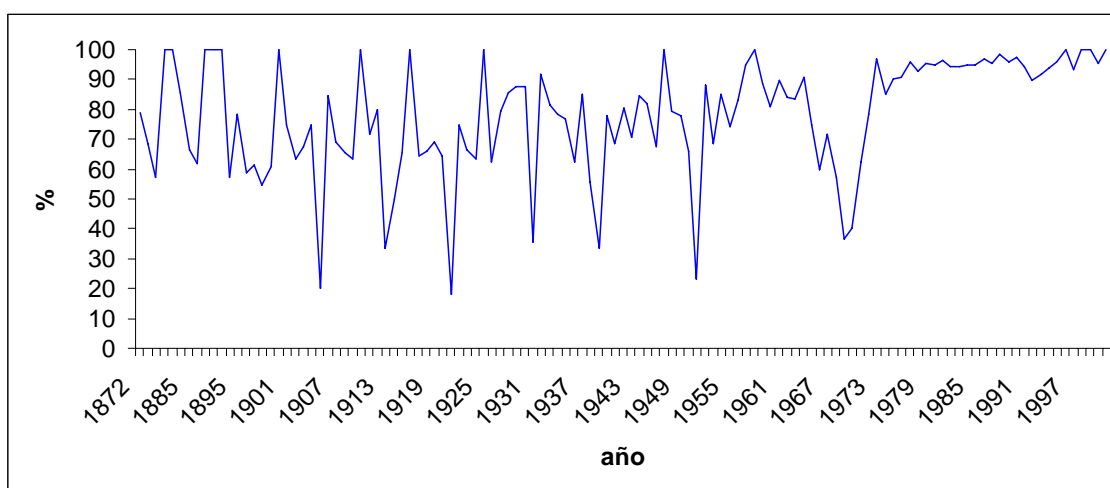


Fig. 106. Variación en el porcentaje de ejemplares de paracópridos sobre el total de Escarabeidos presentes en BANDASCA (Lobo y Martín-Piera, 1991), una base de datos que recopila toda la información existente sobre la distribución de este grupo animal en la Península Ibérica.

5.4.- Escarabeidos endocópridos

5.4.1.- Introducción

En el norte de África habitan alrededor de 117 especies de *Aphodius* (Baraud, 1985; Hollande & Thérond, 1998; Schoolmeesters, 2005). De las cuales 84 constituirían la fauna de este género en Marruecos (un 71,795 %): Tabla XIX. En la Península Ibérica se encuentran 56 de las 117 especies presentes en el norte de África (un 47,863 %): 50 de las 84 registradas en Marruecos (un 59,524 %). Si bien, en Iberia el catálogo de especies es mayor: 106, según Veiga (1998).

En lo referido a la fauna registrada en el presente estudio (Atlas Medio), hemos encontrado 20 especies (un 23,809 % de los *Aphodius* marroquíes): exceptuando dos, el resto están presentes en la Península Ibérica. Todas pertenecientes a un único género: *Aphodius*. Con 105.832 ejemplares registrados, los endocópridos son el grupo dominante en abundancia. En biomasa, con 458,768 gramos de peso seco, se sitúan por detrás de los telecópridos (1.149,298 gramos). Por lo que se refiere a la riqueza específica, son el segundo grupo, por detrás de los paracópridos (25 especies).

	Especies	Distribución geográfica general	Presente en:	
			Marr.	P. Ib.
	<i>Aphodiidae</i>			
	<i>Aphodius aequalis</i> Schmidt, 1907	Paleártica (norteafricana, hasta Turquestán)	No	No
X	<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> Clouët, 1896	Paleártica (norteafricana)	Si	Si
	<i>Aphodius ambrosi</i> (Pardo, 1936)	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius ammodytes</i> (Peyerimhoff, 1939)	Paleártica (Argelia)	No	No
	<i>Aphodius amplicollis</i> Peyerimhoff, 1949	Paleártica (Marruecos)	Si	No
	<i>Aphodius angulosus</i> Harold, 1869	Paleártica (Siria, Palestina, Israel, Egipto, Túnez)	No	No
	<i>Aphodius antii</i> Gridelli, 1930	Paleártica (Libia)	No	No
	<i>Aphodius anyerae</i> Ruiz, 1988	Paleártica (Marruecos)	Si	No
	<i>Aphodius apiceopacus</i> Petrovitz, 1959	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius apollonius</i> Petrovitz, 1971	Paleártica (Libia)	No	No
	<i>Aphodius assectator</i> Balthasar, 1961	Paleártica (norteafricana hasta Irak)	No	No
	<i>Aphodius ater</i> (De Geer, 1774)	Paleártica (norteafricana y europea, hasta Mongolia)	Si	Si
	<i>Aphodius baeticus</i> Mulsant & Rey, 1869	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius baraudi</i> Villareal, 1975	Paleártica (Marruecos)	Si	Si
X	<i>Aphodius barbarus</i> Fairmaire, 1860	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius beduinus</i> Reitter, 1892	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius berbericus</i> Balthasar, 1941	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Aphodius boiteli</i> Théry, 1918	Paleártica (Marruecos)	Si	No

	<i>Aphodius bonnairei</i> Reitter, 1892	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
	<i>Aphodius brevitorsis</i> Reitter, 1894	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Aphodius carinifrons</i> Reitter, 1892	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X	<i>Aphodius castaneus</i> Illiger, 1803	Paleártica (norteafricana, ibérica, Sicilia)	Si	Si
	<i>Aphodius chobauti</i> Clouët, 1896	Paleártica (norteafricana hasta Irak)	Si	No
X	<i>Aphodius consputus</i> Creutzer, 1799	Paleártica (Europa, norte África, Transcaucasia)	Si	Si
	<i>Aphodius contractus</i> Klug, 1845	Paleártica (norte África hasta Afganistán) y afrotropical	Si	No
	<i>Aphodius cribicollis</i> Lucas, 1846	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius demoflysi</i> Baraud, 1977	Paleártica (Túnez)	No	No
	<i>Aphodius dentatus</i> Schmidt, 1908	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius diecki</i> Harold, 1870	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius dissimilis</i> Petrovitz, 1967	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius dogueti</i> Baraud, 1980	Paleártica (Argelia)	No	No
X	<i>Aphodius elevatus</i> (Olivier, 1789)	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
X	<i>Aphodius erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (Europa, norte África y Asia) y neártica	Si	Si
	<i>Aphodius esymoides</i> Reitter, 1892	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius exclamationis</i> Motschulsky, 1849	Paleártica (norteafricana e ibérica)	No	Si
	<i>Aphodius felscheanus</i> Reitter, 1904	Paleártica (norteafricana)	Si	No
X	<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Cosmopolita	Si	Si
	<i>Aphodius finitimus</i> Schmidt, 1922	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Aphodius fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (Europa, Siberia, Corea) y neártica	No	Si
	<i>Aphodius franzi</i> Petrovitz, 1964	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X	<i>Aphodius ghardimaouensis</i> Balthasar, 1929	Paleártica (norteafricana circunmediterránea, hasta Irán) y macaronésica	Si	Si
X	<i>Aphodius granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Cosmopolita	Si	Si
	<i>Aphodius granulifrons</i> Fairmaire, 1883	Paleártica (norteafricana)	Si	No
X	<i>Aphodius haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica, neártica y neotropical	Si	Si
	<i>Aphodius hamricola</i> Clément, 1928	Paleártica (Marruecos)	Si	No
	<i>Aphodius hieroglyphicus</i> Klug, 1845	Paleártica (íbero-norteafricana hasta Siria) y macaronésica (Canarias)	Si	Si
	<i>Aphodius hirtipennis</i> Lucas, 1846	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Aphodius hixos</i> Petrovitz, 1963	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius hydrochaeris</i> (Fabricius, 1798)	Paleártica (norte África, Europa, hasta Asia)	Si	Si
	<i>Aphodius ibericus</i> Harold, 1874	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
	<i>Aphodius icosius</i> Petrovitz, 1958	Paleártica (Argelia)	No	No
	<i>Aphodius immundus</i> Creutzer, 1799	Paleártica (norte África, Europa, hasta Asia Menor)	Si	Si
	<i>Aphodius jolivetii</i> Baraud, 1980	Paleártica (norte África, Europa, hasta Turquestán)	Si	No
	<i>Aphodius jugurtha</i> Balthasar, 1931	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Aphodius klugi</i> Schmidt, 1910	Paleártica (norte África, hasta Afganistán) y macaronésica (Canarias)	Si	Si
	<i>Aphodius lekefensis</i> Baraud, 1981	Paleártica (Túnez)	No	No
X	<i>Aphodius leucopterus</i> Klug, 1845	Paleártica (norteafricana, ibérico-balear, hasta Afganistán) y macaronésica (Canarias)	Si	Si
	<i>Aphodius lineolatus</i> Illiger, 1803	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Transcaucasia)	Si	Si
X	<i>Aphodius lividus</i> (Olivier, 1789)	Cosmopolita	Si	Si
X	<i>Aphodius longispina</i> Küster, 1854	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Egipto)	Si	Si
	<i>Aphodius lucidus</i> Klug, 1845	Paleártica (norteafricana e ibero-balear, hasta Israel)	Si	No
X	<i>Aphodius lugens</i> Creutzer, 1799	Paleártica (norte África, Europa, Asia Menor hasta Turquestán)	Si	Si
	<i>Aphodius luridus</i> (Fabricius, 1775)	Paleártica, neártica y neotropical	Si	Si
	<i>Aphodius lusitanicus</i> Erichson, 1848	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si

	<i>Aphodius maghribinicus</i> Petrovitz, 1968	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
	<i>Aphodius marani</i> Balthasar, 1929	Paleártica (Túnez)	No	No
	<i>Aphodius merdarius</i> (Fabricius, 1775)	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Turquestán)	Si	Si
X	<i>Aphodius melanostictus</i> Schmidt, 1840	Paleártica (norte África, Europa, hasta Turquestán)	Si	Si
	<i>Aphodius mineti</i> Clément, 1981	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X	<i>Aphodius moraguesi</i> Baraud, 1978	Paleártica (Marruecos)	Si	No
	<i>Aphodius naevuliger</i> Reitter, 1894	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius nanus</i> Fairmaire, 1860	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Asia Menor)	Si	Si
	<i>Aphodius neidae</i> Petrovitz, 1971	Norteafricana	No	No
	<i>Aphodius numidicus</i> Mulsant, 1851	Norteafricana	Si	No
	<i>Aphodius oasis</i> Baraud, 1976	Norteafricana	No	No
	<i>Aphodius opacior</i> Koshantschikov, 1894	Paleártica (norteafricana hasta Egipto)	Si	No
	<i>Aphodius oranicus</i> Balthasar, 1961	Paleártica (Argelia)	No	No
	<i>Aphodius palmenticola</i> Karsch, 1881	Paleártica (norteafricana, hasta la península del Sinaí)	Si	No
	<i>Aphodius permixtus</i> Clément & Petrovitz, 1971	Paleártica (Marruecos)	Si	No
	<i>Aphodius petrovizi</i> Clément, 1976	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X	<i>Aphodius peyerimhoffi</i> Théry, 1925	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius plagiatus</i> (Linnaeus, 1767)	Paleártica (norte África, Europa, Asia)	No	Si
	<i>Aphodius prodromus</i> (Brahm, 1790)	Cosmopolita	Si	Si
	<i>Aphodius pruinosis</i> Reitter, 1892	Norteafricana	Si	No
	<i>Aphodius psammophilus</i> Balthasar, 1941	Norteafricana	No	No
	<i>Aphodius pubescens</i> Sturm, 1800	Paleártica (norteafricana y europea, hasta el Cáucaso)	No	Si
X	<i>Aphodius quadriguttatus</i> (Herbst, 1783)	Paleártica (norteafricana y europea, hasta Turquestán)	Si	Si
	<i>Aphodius richardi</i> Veiga, 1984	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (norteafricana y europea, hasta Transcaucasia)	No	Si
	<i>Aphodius rugifrons</i> Aubé, 1850	Paleártica (norteafricana, Sicilia, Cerdeña)	No	No
	<i>Aphodius rutilinus</i> Reitter, 1892	Paleártica (Argelia)	No	No
	<i>Aphodius saharicus</i> Balthasar, 1941	Paleártica (Argelia)	No	No
X	<i>Aphodius satellitius</i> (Herbst, 1789)	Paleártica (norteafricana y europea, hasta Transcaucasia)	Si	Si
	<i>Aphodius scrofa</i> (Fabricius, 1787)	Paleártica (norte África, Europa, hasta el Cáucaso y Pakistán)	Si	Si
	<i>Aphodius scybalarius</i> (Fabricius, 1792)	Paleártica (norteafricana y europea, hasta Transcaucasia)	Si	Si
	<i>Aphodius sefrensis</i> (Petrovitz, 1958)	Paleártica (Argelia)	No	No
	<i>Aphodius segonzaci</i> Bedel, 1903	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius sesquivittatus</i> Fairmaire, 1883	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius sharpi</i> Harold, 1874	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
	<i>Aphodius sicardi</i> Reitter, 1892	Paleártica (norteafricana)	No	No
	<i>Aphodius signifer</i> Mulsant & Rey, 1871	Paleártica (norteafricana, hasta Siria)	No	No
	<i>Aphodius sitiphoides</i> D'Orbigny, 1896	Paleártica (norteafricana)	Si	No
	<i>Aphodius sphacelatus</i> (Panzer, 1798)	Paleártica (norteafricana, europea, hasta Turkmenistán)	Si	Si
	<i>Aphodius striatulus</i> Waltl, 1835	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Asia Menor)	Si	Si
	<i>Aphodius sturmi</i> Harold, 1870	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Japón)	Si	Si
X	<i>Aphodius subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (norte África, Europa, Asia central y septentrional)	Si	Si
	<i>Aphodius tersus</i> Erichson, 1848	Paleártica (norteafricana e ibérica, Sicilia y Cerdeña)	Si	Si
	<i>Aphodius theryi</i> Clément, 1962	Paleártica (Marruecos)	Si	No
	<i>Aphodius tingens</i> Reitter, 1892	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
	<i>Aphodius tingitanus</i> Reitter, 1892	Paleártica (Marruecos)	Si	No

<i>Aphodius trucidatus</i> Harold, 1863	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea, hasta Turquestán)	No	Si
<i>Aphodius unicolor</i> (Olivier, 1789)	Paleártica (norteafricana, circunmediterránea, Senegal y Arabia)	Si	Si
<i>Aphodius varians</i> Duftschmid, 1805	Paleártica (norteafricana, europea, hasta Turquestán)	Si	Si
<i>Aphodius vej dovskyi</i> Balthasar, 1945	Paleártica (Argelia)	No	No
<i>Aphodius villarreali</i> Baraud, 1973	Paleártica (norteafricana e ibérica)	Si	Si
<i>Aphodius vitellinus</i> Klug, 1845	Paleártica (norteafricana y circunmediterránea) y afrotropical (Etiopía)	Si	Si
<i>Aphodius wollastoni</i> Harold, 1862	Paleártica (norteafricana, hasta Irán) y macaronésica (Canarias)	Si	No

Tabla XIX. Especies de *Aphodius* que habitan el norte de África, distribución general de las mismas y presencia en Marruecos (Marr.) y en la Península Ibérica (P.Ib.). Se marcan (X) las especies registradas en el presente estudio. Datos elaborados a partir de Baraud (1985), Hollande & Thérond (1998) y Schoolmeesters (2005).

5.4.2.- Preferencias estacionales, ambientales y altitudinales

1.- Tribu *Aphodiini* (familia *Aphodiidae*)

En el área de estudio, la riqueza de esta tribu engloba 1 género y 20 especies. En abundancia: 105.832 ejemplares. Por lo que respecta a la biomasa, los *Aphodiini* suponen 458,768 gramos.

Existe cierta discrepancia en torno a la adjudicación de determinados taxones a uno u otro subgénero; incluso sobre si estos deberían elevarse a la categoría genérica⁴⁹: hemos procurado compaginar la clasificación propuesta por Hollande & Thérond (1998) con la expuesta por Veiga (1998). Son, respectivamente, las más recientes monografías dedicadas a esta familia en el norte de África y en la Península Ibérica.

- **5.4.2.1.- *Aphodius (Nimbus) affinis* ssp. *dorbingnyi*** Clouët, 1896: 5,80 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico restringido a la Europa occidental y centro-septentrional, por confirmar en Córcega y Cerdeña (Báguena, 1967; Paulian & Baraud, 1982; Pittino, 1982; Dellacasa, 1983; Sandoval y Ávila, 1989; Baraud, 1992). La ssp. *dorbingnyi* (Clouët, 1896; Pittino, 1982) es de distribución magrebí (Marruecos, Argelia y Túnez) (Balthasar, 1963; Baraud, 1971a, 1985 y 1992; Pittino, 1982; Dellacasa, 1983; Della-

⁴⁹ Véase, por ejemplo, la discusión sobre el tema que resume Agoiz-Bustamante (2008: *en prensa*). En la reciente revisión de Dellacasa & Dellacasa (2006b) los subgéneros son rehabilitados a géneros.

casa & Pittino, 1985; Boucher, 1990; Tauzin, 1990; Ahrens & Zorn, 1996; Hollande & Thérond, 1998; Ruiz, 1999 y 2002).

Cabe recalcar que en el subgénero *Nimbus*, al igual que en los *Chilothorax* y *Melinopterus*, las larvas suelen presentar hábitos sabulícolas y regímenes saprófagos, consumiendo partículas de tierra (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En el área de estudio muestra una fenología exclusivamente otoñal (Fig.108), coincidiendo con la señalada por Janati-Idrissi (2000) para el Medio Atlas. Todo el material de Marruecos estudiado por Ruiz (1999) corresponde a los meses de octubre y noviembre. Posteriormente, el mismo autor (2002) estudia material recolectado en pleno invierno (enero y febrero), en el Medio Atlas y en Tetuán. En la Península Ibérica, las especies pertenecientes al subgénero *Nimbus*, incluido este taxón específico, son eminentemente otoñales (Galante, 1983a; Veiga, 1985b y 1998; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ruano *et al.*, 1988). Fenología coincidente con la señalada por Dellacasa (1983) para Italia.

Se trata de una especie prácticamente exclusiva del medio boscoso (94,978 % de los ejemplares colectados, n = 30.762), con una mínima representatividad en los pastizales (5,022 %). Paradójicamente, Janati-Idrissi *et al.* (1999) únicamente lo capturaron en medio pascícola. En la Península Ibérica, *Aphodius affinis* prefiere los hábitats abiertos (Veiga, 1982; Baz, 1988). Si bien el subgénero *Nimbus* se caracteriza por sus preferencias forestales, una especie recién descrita de Marruecos, *Aphodius anyernae* (Ruiz, 1998b), parece decantarse por cubiertas vegetales achaparradas y ralas.

Altitudinalmente (Fig.107), la hemos registrado en todas las estaciones muestreadas, desde los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) hasta los 2.050 metros (pastizal de Ain-Kahla). Sin embargo, los mayores efectivos (un 99,633 % de los ejemplares) se colectaron entre los 1.789 (bosque de Tagounit) y 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla): lo que confirma su carácter montano, ya señalado por Baraud (1985), así como por Hollande & Thérond (1998) y Ruiz (1999). Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) únicamente lo colectaron en la cota de los 287 metros. En la Península Ibérica *Aphodius affinis* se distribuye, preferentemente, en praderas pastorea-

das sobre los 900 metros (Veiga, 1998); alcanzando los 2.200 en Sierra Nevada (Ávila, 1984).

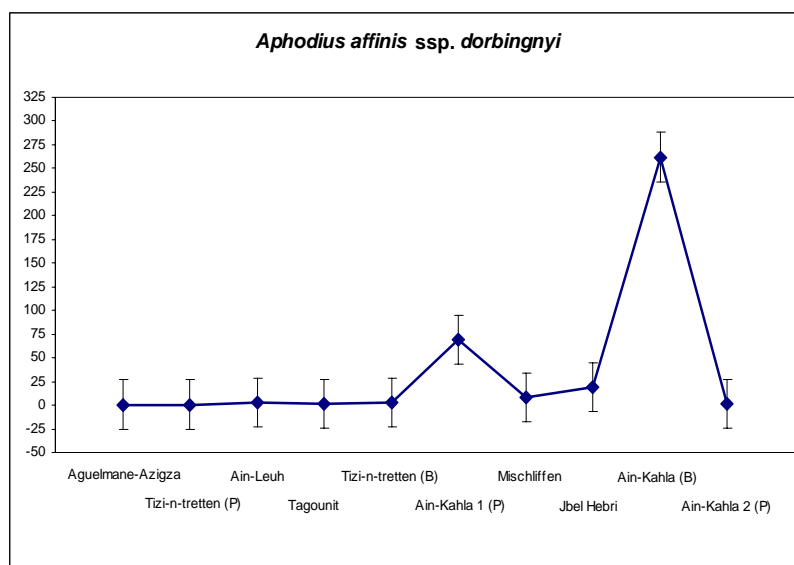


Fig. 107. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius affinis ssp. dorbingnyi* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Aphodius affinis ssp. dorbingnyi* (178,419 grs.) supone un 38,891 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 grs.) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 9,272 % del peso seco total. Es el segundo endocóprido representativo, en cuanto a abundancia y peso seco, por detrás de *Aphodius (Chilothorax) melanostictus*. En la comunidad coprófaga estudiada es la tercera especie en términos de biomasa.

En base a las referencias recopiladas (30 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría entre los 31,21 y los 35,83 N, es decir: desde Marrakech hasta la Península Tingitana (Fig.109); si bien Ruiz (1995) no registra esta especie en la región de Ceuta (España), si la cita (Ruiz, 1999 y 2002) del Rif. Longitudinalmente, entre los 2,93 y los 7,86 W: de Marrakech a Melilla (España). En esta área, la mayoría de los registros corresponden a la Cordillera del Atlas, coincidiendo con lo señalado por varios autores (Baraud, 1985; Dellacasa & Pittino, 1985; Hollande & Théron, 1998; Ruiz, 1999). No alcanza la costa atlántica.

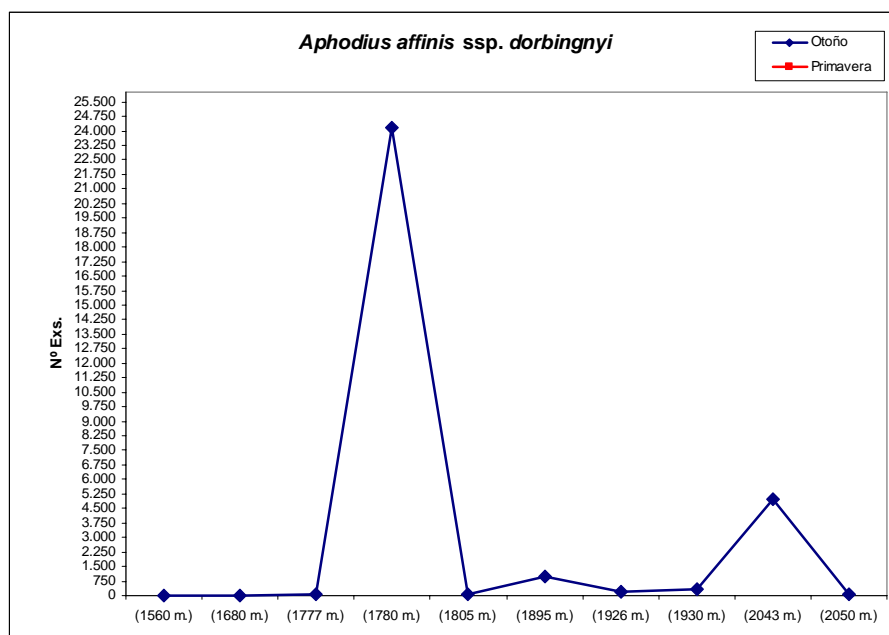


Fig. 108. Número de ejemplares de *Aphodius affinis ssp. dorbingnyi* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

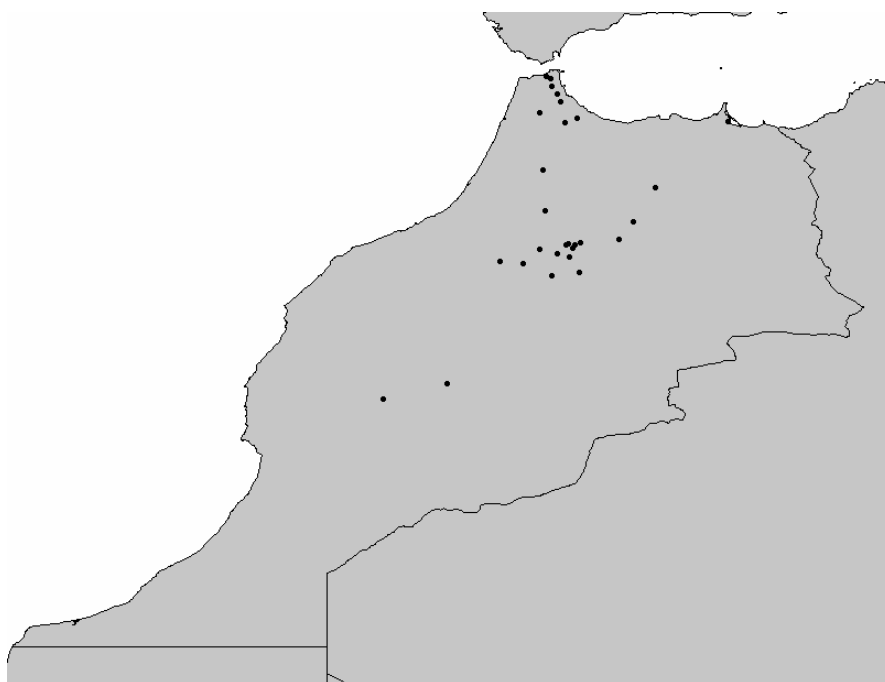


Fig. 109. Distribución de *Aphodius affinis ssp. dorbingnyi* en Marruecos.

- **5.4.2.2.-** *Aphodius (Melaphodius) barbarus* Fairmaire, 1860: 4,00 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico de distribución circunmediterránea-occidental (Dellacasa, 1983), únicamente se encuentra en el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez), España

(Báguena, 1967; Baraud, 1985; Dellacasa & Pittino, 1985; Tauzin, 1990; Hollande & Thérond, 1998; Veiga, 1998) y Sicilia (Baraud, 1985 y 1992). En opinión de Dellacasa (1983), la cita de Sicilia obedece a un error de determinación.

En el área de estudio sólo hemos registrado 5 ejemplares en primavera, en el pastizal de Tizi-n-tretten (1.680 metros): Figs.110 y 111. Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, registró un máximo demográfico en julio, y un pico menor en abril.

En un estudio realizado en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) sólo lo localizan a 1.100 metros de altitud, pero en medio cerrado. Por su parte, Dellacasa & Pittino (1985), también en el Medio Atlas, lo registraron a 2.000 metros. De modo similar, en el Marruecos oriental, Kadiri (1989) lo registra en zona forestal a 960 metros y en primavera.

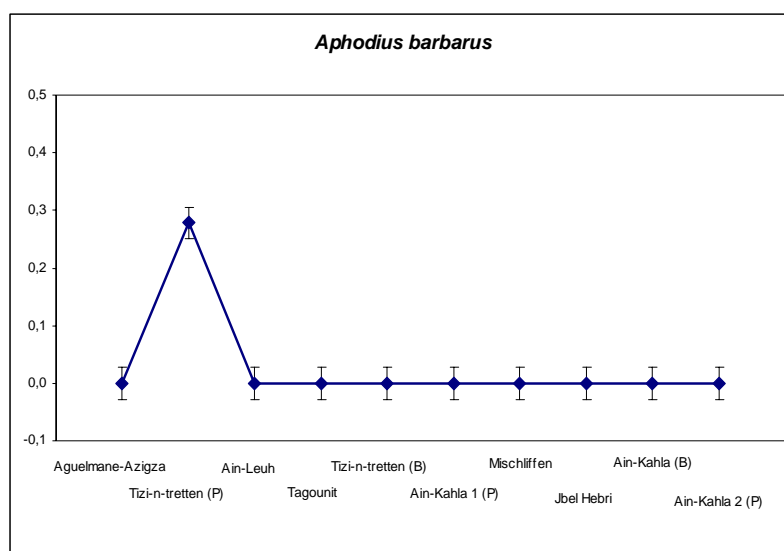


Fig. 110. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius barbarus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En peso seco, esta especie representa 0,02 gramos: un 0,004 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 grs.) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), supone un 0,001 % del peso seco total.

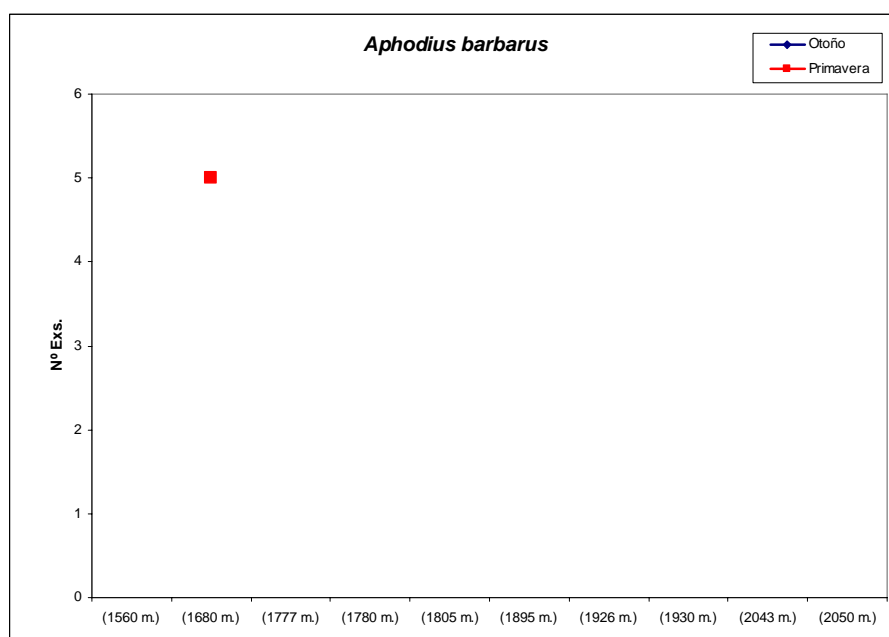


Fig. 111. Número de ejemplares de *Aphodius barbarus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a las escasas referencias (11 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría entre los 32,67 y los 35,52 N; longitudinalmente, entre los 4 y los 5,61 W: a lo largo del Medio Atlas hasta la Península Tingitana (Fig.112). No alcanza, sin embargo, ambas costas: de hecho, Ruiz (1995) no la registra en la región de Ceuta (España). Tanto Baraud (1985) como Dellacasa & Pittino (1985) o Tauzin (1990) señalan esa preferencial distribución por la cordillera del Medio Atlas.

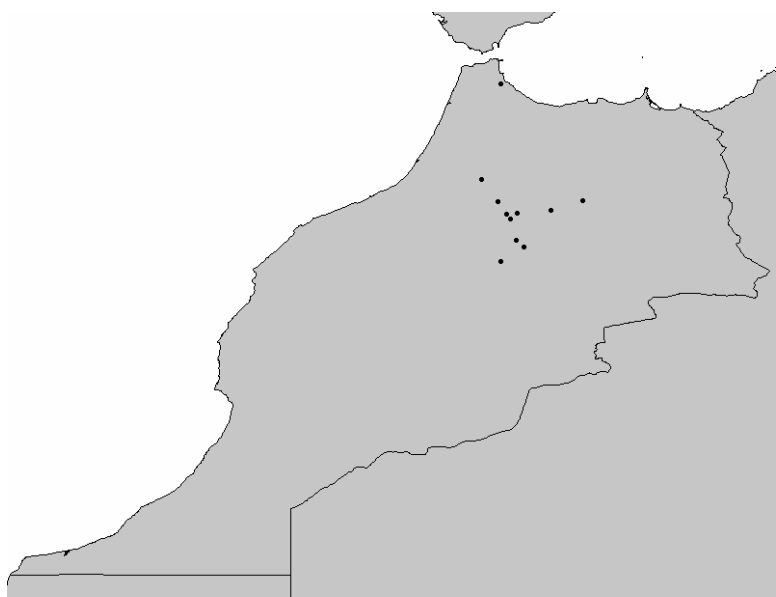


Fig. 112. Distribución de *Aphodius barbarus* en Marruecos.

- **5.4.2.3.- *Aphodius (Anomius) castaneus* Illiger, 1803:** 3,00 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico, de corología mediterráneo-occidental (La Greca, 1964), ampliamente distribuido por la Europa meridional occidental (Península Ibérica, Francia meridional), incluidas las ínsulas de Sicilia y Cerdeña, así como por el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Dellacasa, 1983; Dellacasa & Pittino, 1985; Tauzin, 1990; Veiga, 1998). Varios autores, sin embargo, descartan su presencia en Francia (Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1985 y 1992; Hollande & Thérond, 1998). Báguena (1967) la considera muy común en la Península Ibérica; sin embargo, Veiga (1998) señala una distribución preferentemente meridional.

En nuestro estudio, *Aphodius castaneus* muestra una fenología predominante-mente otoñal (98,462 %, n = 195), con una escasa representación en mayo (3 ejemplares): Fig.114. Fenología coincidente con la datada por Ruiz (1995) en la región de Ceuta (España), donde también puede encontrarse en verano (Ruiz *et al.*, 1993); también por la observada por Fatima (1995) en Fez-Saïs. Así como la datada por varios autores para la Península Ibérica (Uhagón, 1879; Galante, 1983a; Ávila y Pascual, 1987a; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Veiga, 1998), o por Dellacasa (1983) en Cerdeña. Sin embargo, en la región de Ifran (Atlas Medio), Mohammed (1995) señala su presencia entre agosto y septiembre; como también lo hace Agoiz-Bustamante (1998) para Huesca (España). Y en la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) lo colectó entre mayo y septiembre, con un máximo poblacional a finales de verano.

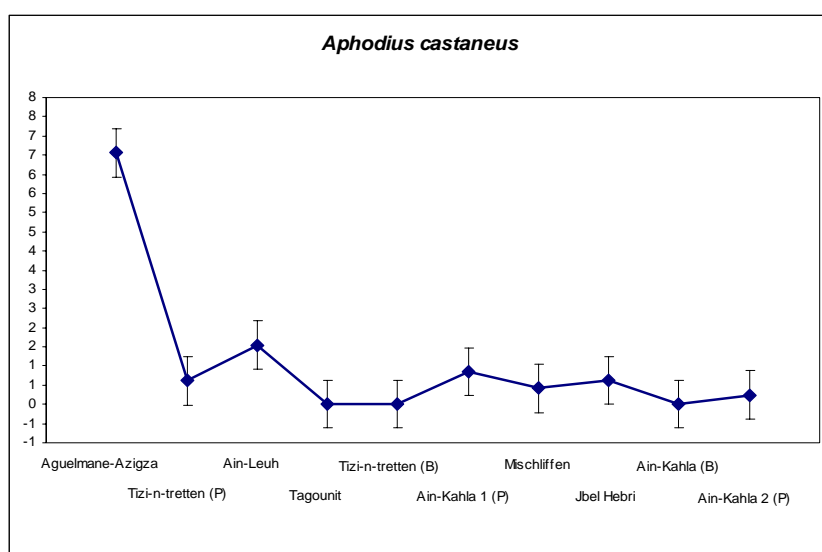


Fig. 113.
Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius castaneus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Únicamente hemos registrado la especie en medios abiertos, conforme a lo señalado por Ruiz (1995) para Ceuta (España) y por Dellacasa (1983) para Cerdeña (Francia). De hecho, en nuestro muestreo ha sido colectada en las siete localidades de pastizal, pero no en las tres forestales, independientemente de la altitud (Fig. 113). Si bien, un 82,051 % de las capturas lo fueron entre los 1.560 (Aguelmane-Azigza) y los 1.777 metros (Ain-Leuh). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo recolectaron entre los 287 y los 1.664 metros, tanto en medios abiertos como cerrados. Dellacasa & Pittino (1985) lo señalan del Gran y Medio Atlas. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) lo registran entre los 13 y los 940 metros de altitud. Coincide este mismo rango (zonas litorales–900 metros) con el preferente hallado en la Península Ibérica (Veiga, 1998); donde, asimismo, la especie se decanta por medios con escasa vegetación (Ávila y Sánchez-Piñero, 1990).

Por lo que se refiere a su representatividad en biomasa, el peso seco de las colectas de esta especie (0,585 gramos) supone un 0,128 % del total de los endocópridos (458,768 grs.) (Tabla XX). Y en lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), supone un 0,03 % del peso seco total.

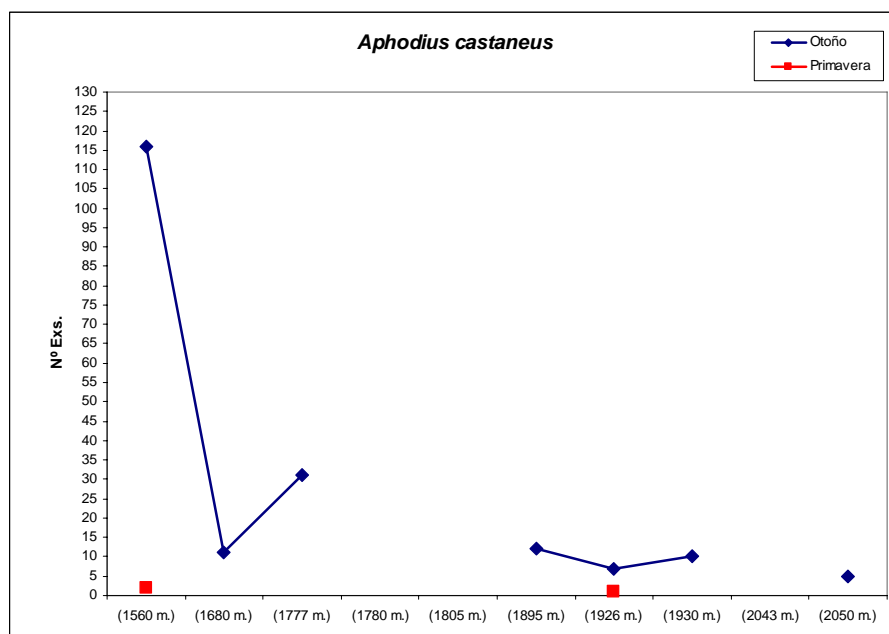


Fig. 114. Número de ejemplares de *Aphodius castaneus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a los abundantes registros (48 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 27,95 y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 1,91 y los 12,91 W (Fig.115). Es decir: desde Oujda hasta el extremo sur de la costa atlántica, y desde la Península Tingitana, alcanzando la costa mediterránea (Ruiz, 1995), hasta la cordillera del Atlas. Coloniza, en fin, prácticamente todo Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Dellacasa & Pittino, 1985; Chavanon, 1990; Tauzin, 1990; Hollande & Thérond, 1998).

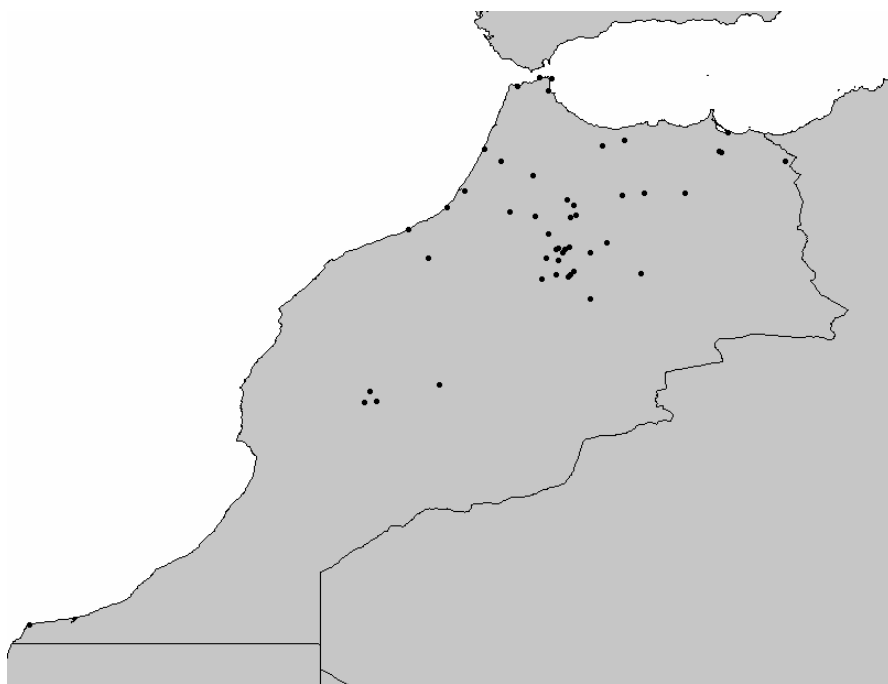


Fig. 115. Distribución de *Aphodius castaneus* en Marruecos.

- **5.4.2.4.-** *Aphodius (Melinopterus) consputus* Creutzer, 1799: 5,00 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico de distribución euroanatólica-caucásica, coloniza la Europa central y meridional, el norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), Asia Menor, Siria, Israel y el Cáucaso (Pierotti, 1977; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande & Thérond, 1998; Veiga, 1998). Especie antaño considerada poco común, en la fauna íbero-baleár, en opinión de Báguena (1967)⁵⁰, quien -sin embargo- recoge citas de Mallorca (Moragues de Manzanos, 1889; Tenenbaum, 1915; Compte, 1953), entre otras. Citas baleares que, posteriormente, serían consideradas

⁵⁰ Véase también Hidalgo y Cárdenas (1994).

como erróneas por Martín-Piera y Lobo (1992). Sin embargo, la revisión de Veiga (1998) mostró que se trataba de una especie bien repartida en Iberia; véanse, por ejemplo: de la Fuente (1926), Báguena (1927 y 1967), Salgado y Delgado (1979), Galante (1983c), Salgado (1983), Mesa (1985), Ávila y Pascual (1987a), Bahillo *et al.* (1988), Baz (1988), Ruano *et al.* (1988), Ávila y Sánchez-Piñero (1989), Galante y Stebnicka (1993), Hidalgo y Cárdenas (1994), Hidalgo *et al.* (1998a), Lumbreras (1998), Cabrero-Sañudo (2004), Hortal *et al.* (2006).

Según nuestro muestreo, su fenología es exclusivamente primaveral (Fig.117). Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, sólo lo colectó en diciembre. En el Marruecos noroccidental, según Haloti *et al.* (2006), sería activo en invierno. En la Península Ibérica básicamente es otoñal (Galante, 1978 y 1983; Ávila, 1984; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Veiga, 1998), con algunos registros a finales del invierno y en primavera (Ruano *et al.*, 1988). En Italia y Francia también presenta una fenología otoñal y primaveral (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983).

Por lo que se refiere al tipo de hábitat, muestra una preferencial decantación por los medios cerrados (95,575 % de los ejemplares, n = 113), con únicamente cinco colectas en pastizal (estación de Ain-Kahla: 2.050 metros). Las observaciones de Janati-Idrissi *et al.* (1999), también referidas al Medio Atlas, indican que *Aphodius consputus* se presenta en ambas clases de hábitats. En la Península Ibérica, sin embargo, manifiesta una marcada preferencia por prados de montaña (Ávila y Sánchez-Piñero, 1989; Veiga, 1998).

Altitudinalmente (Fig.116) la hemos registrado entre los 1.780 y los 2.050 metros, con un máximo poblacional hasta los 1.805 (estaciones boscosas de Tagounit y Tizi-n-tretten): el 95,575 % de los efectivos. Baraud (1985) señala su presencia en varias localidades de la Cordillera del Medio Atlas: Azrou e Ifran. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en la misma Cordillera, lo registran a 919 y a 1.600 metros. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros de altitud. En Francia (Paulian, 1959; Paulian & Baraud, 1982) también se encuentra en regiones montañosas a media altitud. Distribución coincidente con la registrada en la Península Ibérica (Veiga, 1998): entre 700 y 1.200 metros. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 1.350 hasta los 1.850 metros (Angelov, 1965; Lobo *et al.*, 2007b).

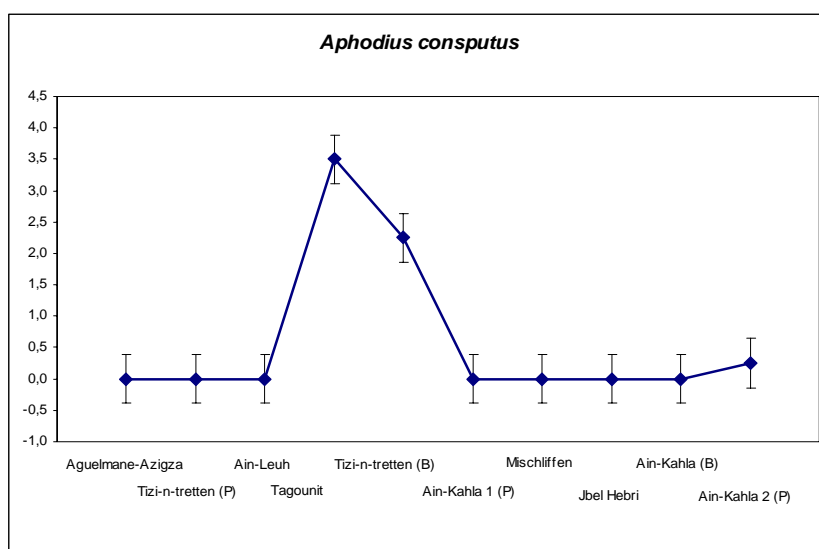


Fig. 116. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius consputus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En nuestro muestreo y en conjunto, el peso seco de las colectas de *Aphodius consputus* (565 mgrs.) supone un 0,123 % del total de los endocópridos (458,768 grs.) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), supone un 0,029 % del peso seco total.

En base a las escasas referencias recopiladas (13 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 33,05 y los 35,78 N; longitudinalmente, entre los 4,02 y los 6,29 W (Fig.118). Entre la región de Tánger y costa atlántica y el Medio Atlas, conforme indican Baraud (1985) y Hollande & Thérond (1998). No alcanza la costa mediterránea, pero si la atlántica.

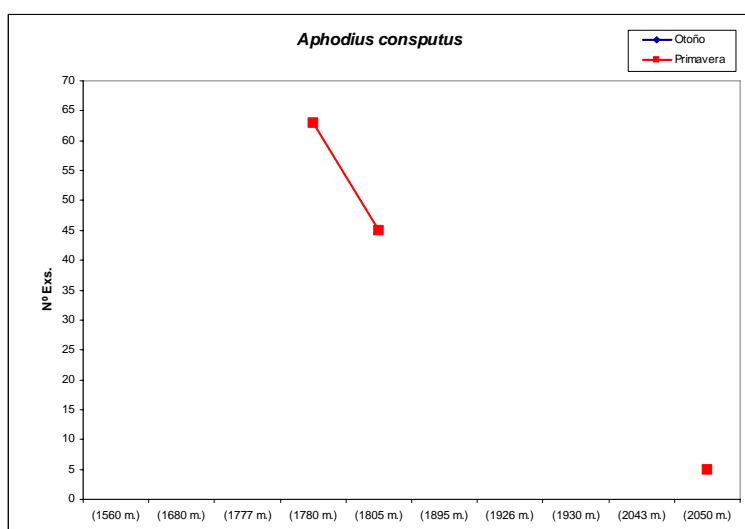


Fig. 117. Número de ejemplares de *Aphodius consputus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

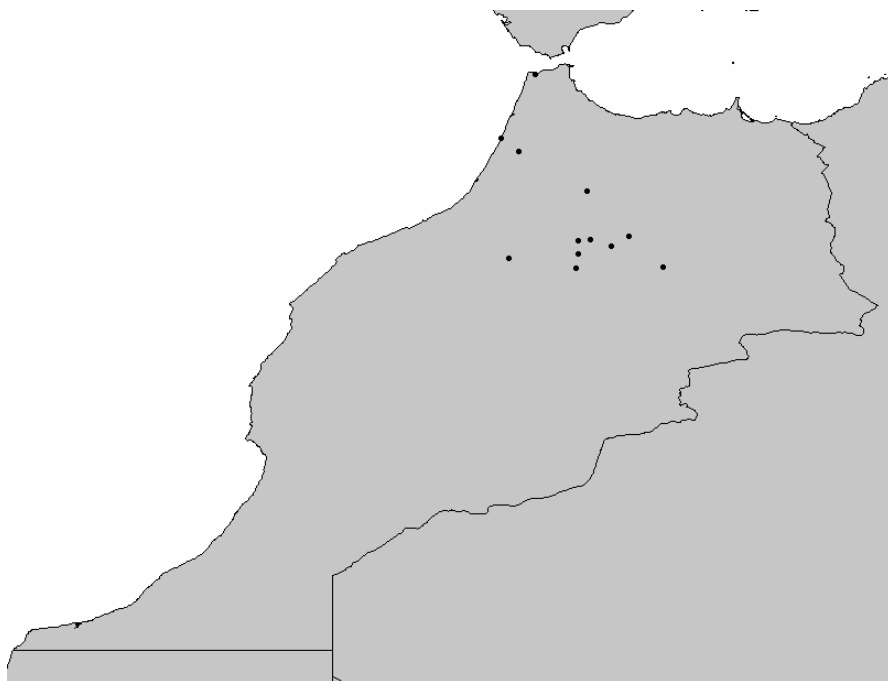


Fig. 118. *Distribución de Aphodius consputus en Marruecos.*

- **5.4.2.5.-** *Aphodius (Ammonoecius) elevatus* (Olivier, 1789): 7,74 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico de distribución circunmediterránea y norteafricana, y corología mediterráneo-occidental (La Greca, 1964). Presente en la Europa meridional occidental (Portugal, España, Francia e Italia) y en el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Kocher, 1958; Báguena, 1967; Baraud, 1971b, 1977, 1985 y 1992; Compte, 1975; Pittino, 1979; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Dellacasa & Pittino, 1985; Martín-Piera *et al.*, 1986; Tauzin, 1990; Hollande & Thérond, 1998; Veiga, 1998), así como en el archipiélago balear (Cardona, 1872; Tenenbaum, 1915; Báguena, 1967; Compte, 1968; Palmer *et al.*, 1988; Martín-Piera y Lobo, 1992).

En el muestreo realizado se encuentra tanto en octubre (63,636 % de los efectivos, $n = 11$) como en mayo (Fig. 120). En la región de Ceuta (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995) muestra una fenología otoño-estival, al igual que en el sur de la Península Ibérica (Fernández-Sigler, 1986; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990); no así en el interior peninsular, donde es primavera-estival (Ruano *et al.*, 1988). El detallado análisis que Veiga (1998) hace de su fenología, muestra que se encuentra a lo largo de todo el año: con máximos poblacionales coincidentes con períodos de fuertes lluvias: primavera, otoño y

verano (con las fuertes lluvias estivales). Según el citado autor, podría presentar varias generaciones anuales. En Francia, por ende, puede aparecer en invierno y primavera (Lumaret, 1990). País este en el que constituye un elemento raro, al igual que en Italia (Dellacasa, 1983), siendo activo entre febrero y octubre (Paulian & Baraud, 1982).

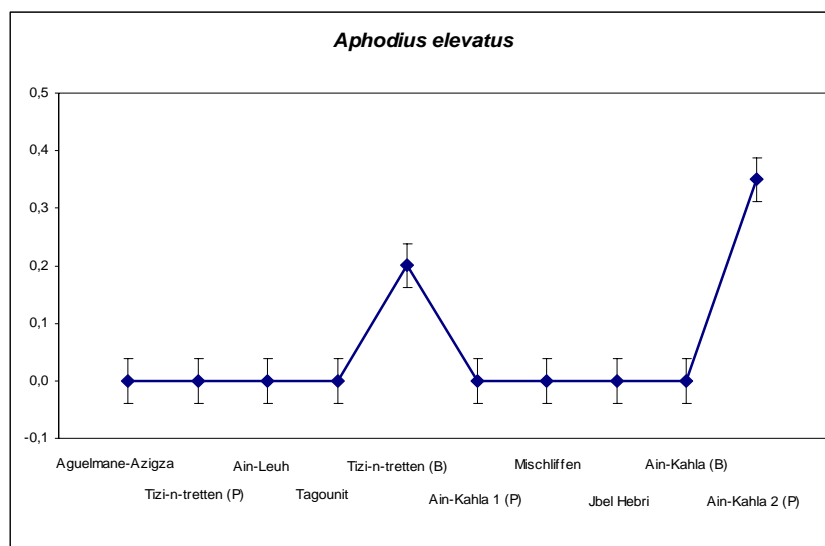


Fig. 119. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius elevatus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

En relación al tipo de hábitat predilecto observamos el mismo carácter generalista (Fig.119): 7 ejemplares en pastizales (pastizal de Ain-Kahla: 2.050 metros) y 4 en áreas boscosas (bosque de Tizi-n-tretten: 1.805 metros). En fin, los efectivos colectados en otoño lo fueron en medios abiertos, en la estación de mayor altitud; en tanto que los registrados en primavera lo fueron en cerrados, en una estación de media montaña. Esta repartición altitudinal puede, incluso, ser superada en el Alto Atlas hasta alcanzar los 2.500 metros (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Hollande & Thérond, 1998). En la Península Ibérica coloniza desde las cotas litorales hasta los 2.000 metros (Veiga, 1998).

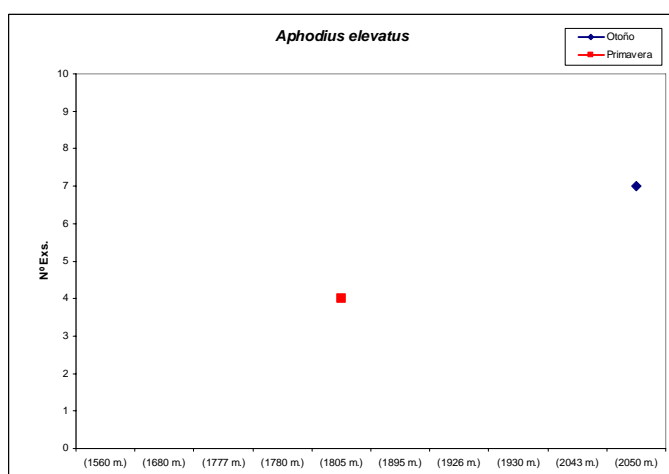


Fig. 120. Número de ejemplares de *Aphodius elevatus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

El peso seco de los registros de *Aphodius elevatus*, en el conjunto del muestreo (85,14 mgrs.), supone un 0,018 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,004 % del peso seco total.

Según nuestra matriz de datos (19 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,44 y los 35,91 N; longitudinalmente, entre los 2,42 y los 6,95 W. Entre ambas costas y la cordillera del Atlas (Fig.121).

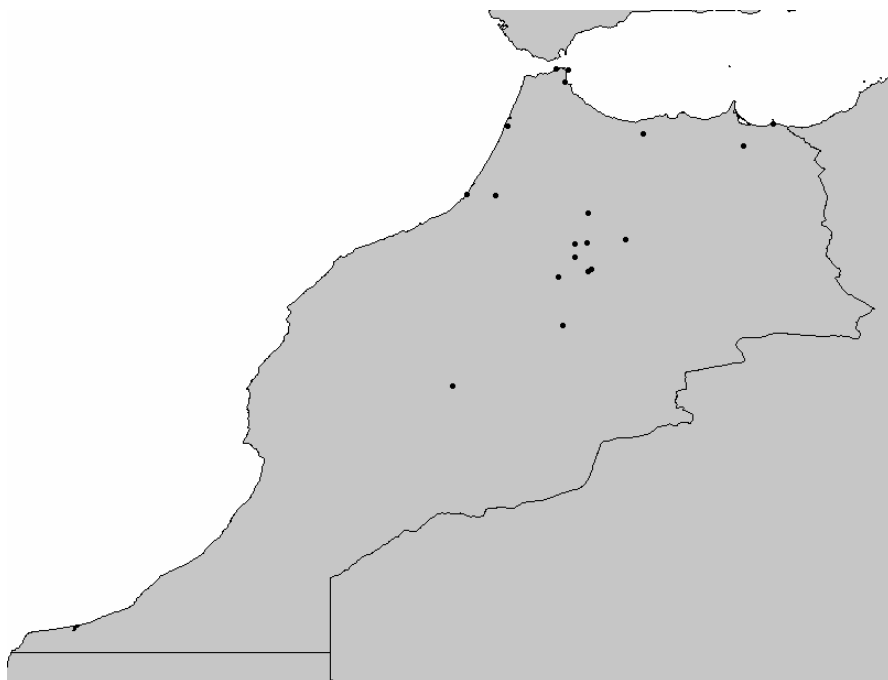


Fig. 121. Distribución de *Aphodius elevatus* en Marruecos.

- **5.4.2.6.-** *Aphodius (Colobopterus) erraticus* (Linnaeus, 1758): 7 mgrs. de peso seco.

Elemento euroasiático de corología holopaleártica (La Greca, 1964). Con una amplia distribución paleártica que abarca prácticamente toda Europa, norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), alcanzando el Caúcaso, Turquestán, Afganistán, Siberia, China septentrional y Tíbet (Báguena, 1967; Pierotti, 1977, Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande & Théron, 1998). Neártica también,

pues ha sido introducida en Norteamérica (Ratcliffe, 1991; Lastro, 2006). Ni en el Magreb (Kocher, 1958; Dellacasa & Pittino, 1985; Tauzin, 1990) ni en la Península Ibérica (Veiga, 1998) resulta escasa.

En nuestro estudio únicamente lo hemos registrado en primavera (Fig.123). Fenología que coincide con la señalada por Mohammed (1995) y Janati-Idrissi (2000) para el Medio Atlas, por Fatima (1995) para Fez-Saïs, por Aguesse & Bigot (1979-80) para Casablanca, por Kadiri (1989) para Aïn-Kerma, así como por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España). En Italia se comportaría como primavero-estival (Dellacasa, 1983). En Francia (Paulian & Baraud, 1982) como primavero-otoñal, pero con un máximo de mayo a agosto. Por lo que respecta a la Península Ibérica, los máximos poblacionales se dan también en primavera (Galante, 1983a; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez Piñero, 1990; Baselga y Novoa, 2004) y verano (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988), llegando incluso a encontrarse en septiembre (Salgado y Delgado, 1982; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ávila y Pascual, 1987a). En Nebraska y Carolina del Norte (Estados Unidos) su fenología también es primaveral (Ratcliffe, 1991; Bertone *et al.*, 2005). Según Landin (1961), Lumaret (1978), Dellacasa (1983) y Galante (1983a) se trataría de una especie bivoltina. Sin embargo, en latitudes más meridionales (Iberia, Magreb) su ciclo sería univoltino (Veiga, 1998).

Hemos colectado esta especie tanto en áreas de pastizal (66,667 % de los individuos, $n = 6$) como de bosque. Esta preferencia por los medios expuestos es señalada tanto por Veiga (1998) para la Península Ibérica, como por Paulian & Baraud (1982) para Francia, así como por Dellacasa (1983) para Italia. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, lo encuentran tanto en medios abiertos como cerrados; así como Kadiri (1989) en el Marruecos oriental.

Altitudinalmente (Fig.122) recolectamos *Aphodius erraticus* únicamente en tres estaciones, entre los 1.680 (pastizal de Tizi-n-tretten) y los 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla), resultando más abundante en la cota intermedia de pastizal correspondiente a esta última (1.895 metros, con un 50 % de los efectivos). La cota máxima de nuestro muestreo supera la señalada (1.800 metros) por Kocher (1958) y Baraud (1985), que coincidiría con la de máxima densidad demográfica hallada en este estudio. Dellacasa & Pittino (1985) la citan del Gran y Medio Atlas. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et*

al. (2006) la registran entre los 13 y los 940 metros; entre los 920 y los 960 en el oriental (Kadiri, 1989). Y en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) entre los 287 y los 1.664 metros. En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se encontraría desde el nivel del mar hasta los 2.500 metros. En Francia también su límite altitudinal se situaría en los 2.000 metros (Paulian & Baraud, 1982). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 200 hasta los 1.700 metros (Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a y b; Lobo *et al.*, 2007b).

Su peso seco en el conjunto de las colectas del muestreo (42 mgrs.), supone un 0,009 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,002 % del peso seco total.

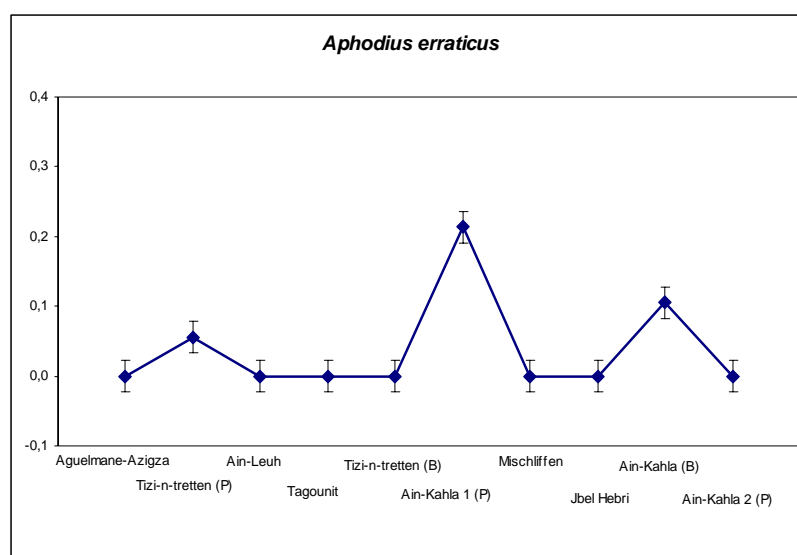


Fig. 122. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius erraticus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Según nuestra recopilación de datos (40 localidades en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 30,36 y los 35,91 N; longitudinalmente, entre los 2,02 y los 9,61 W (Fig.124). Es decir, desde la región de Oujda (al este) hasta Agadir (al oeste) y alcanzando tanto la costa mediterránea como el litoral atlántico (Tauzin, 1990); aunque la mayoría de las referencias se centren en el Marruecos septentrional y central. Una especie, como indican Baraud (1985) y Tauzin (1990), común en todo el país magrebí.

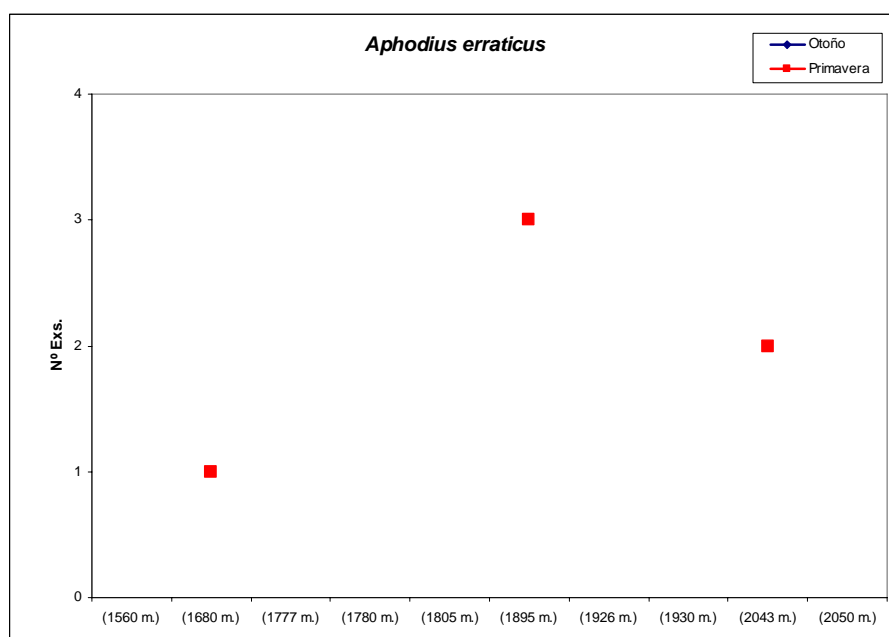


Fig. 123. Número de ejemplares de *Aphodius erraticus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

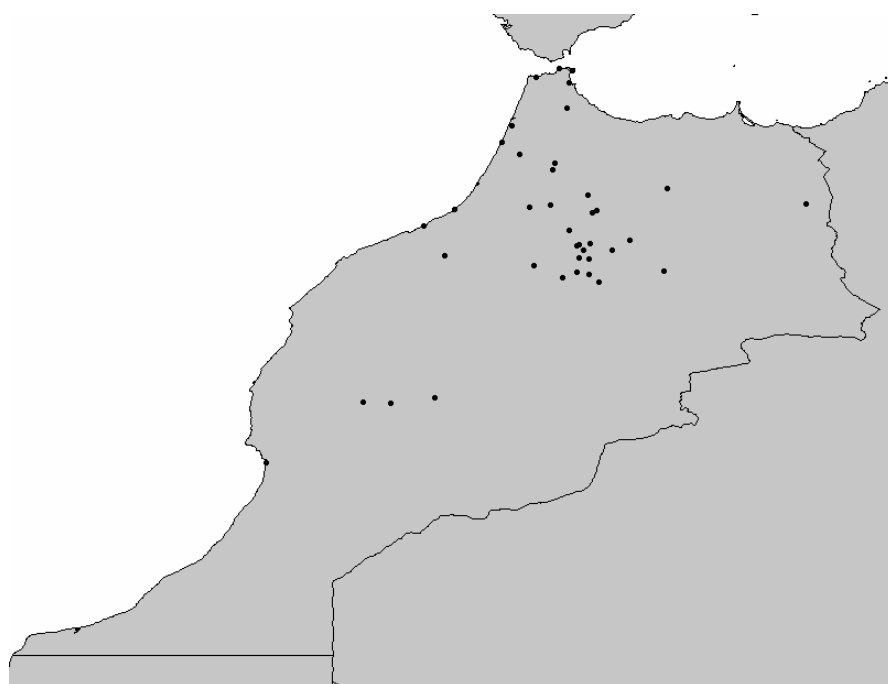


Fig. 124. Distribución de *Aphodius erraticus* en Marruecos.

Como más arriba comentábamos, *Aphodius erraticus* puede desarrollar, puntualmente, un comportamiento nidificador paracóprido (Bernon, 1981; Rojewski, 1983; Bertone *et al.*, 2005). En opinión de Hanski & Cambefort (1991a), esta excepcionalidad puede darse en casos de extrema competitividad con los paracópridos y telecópridos.

Comportamiento paracóprido que podría darse en el área de estudio, dada la efimeridad del recurso trófico habitual (estiércol bovino).

- **5.4.2.7.-** *Aphodius (Aphodius) fimetarius* (Linnaeus, 1758): 10 mgrs. de peso seco.

Distribuido por toda la región holártica, salvo la zona oriental (Paulian & Baraud, 1982): toda Europa, Asia paleártica y norte de África (Túnez, Argelia y Marruecos) (Kocher, 1958; Báguena, 1967; Pierotti, 1977; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Dellacasa & Pittino, 1985; Lumaret, 1990; Tauzin, 1990; Hollande & Thérond, 1998). Introducido en Norteamérica (Schmidt, 1922; Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Cabrero-Sañudo *et al.*, 2007) y Australia (Zunino, 1982). En la Península Ibérica, su presencia es amplia, frecuente y abundante (Báguena, 1967; Galante, 1983a; Veiga, 1998).

Hemos registrado este elemento euritópico tanto en otoño (52,766 % de los ejemplares, $n = 2.151$) como en primavera (Fig.126). Lo que concuerda con las observaciones de Mohammed (1995) en la región de Ifran, en el Medio Atlas; así con lo señalado por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En Casablanca, Aguesse & Bigot (1979-80) sólo lo colectaron en noviembre. En la región de Ceuta (España), Ruiz (1995) lo registró entre octubre y julio (Ruiz *et al.*, 1993). En la Península Ibérica también presenta, con ligeras variaciones, este ciclo fenológico (Veiga, 1982; Galante, 1983a; Fernández-Sigler, 1986; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Baselga y Novoa, 2004; Agoiz-Bustamante, 2008: *en prensa*), encontrándose durante el verano sólo en pastizales montanos (Lobo, 1982; Ávila y Pascual, 1989). La fenología ibérica señalada por Veiga (1998) indica su presencia a lo largo de todo el año, con incluso tres generaciones (Veiga, 1982). Según Dellacasa (1983), en Italia es muy común durante todo el año. En Francia (Paulian & Baraud, 1982; Lumaret & Kirk, 1987) se encontraría de mayo a noviembre. En Florida (Estados Unidos) se encuentra entre noviembre y abril (Woodruff, 1973), y en Nebraska entre febrero y diciembre (Ratcliffe, 1991); algo explicable en base a la diferencia latitudinal entre ambos estados: el primero se sitúa en el paralelo de los 30°, el segundo en el de los 40°.

En Europa presentaría un ciclo bivoltino, en opinión de varios autores (Landin, 1961; Lumaret, 1978; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983). En la Península Ibérica, según Veiga (1998), podría presentar hasta tres generaciones anuales. En Nebraska (Estados Unidos), sería univoltino (Ratcliffe, 1991).

Respecto al hábitat, hemos detectado una cierta preferencia de *Aphodius fimetarius* por los pastizales (84,472 %): Fig.125. En las tres estaciones forestales lo hemos registrado tanto en octubre como en mayo, excepto en la penúltima cota en altitud (bosque de Ain-Kahla: 2.043 metros), donde sólo fue recolectado en primavera. Janati-Idrissi *et al.* (1999) preferentemente lo registran, en el Medio Atlas, en medios cerrados. En la Francia mediterránea, Lumaret & Kirk (1987) lo registran preferentemente en garriga baja, pero también en pradería.

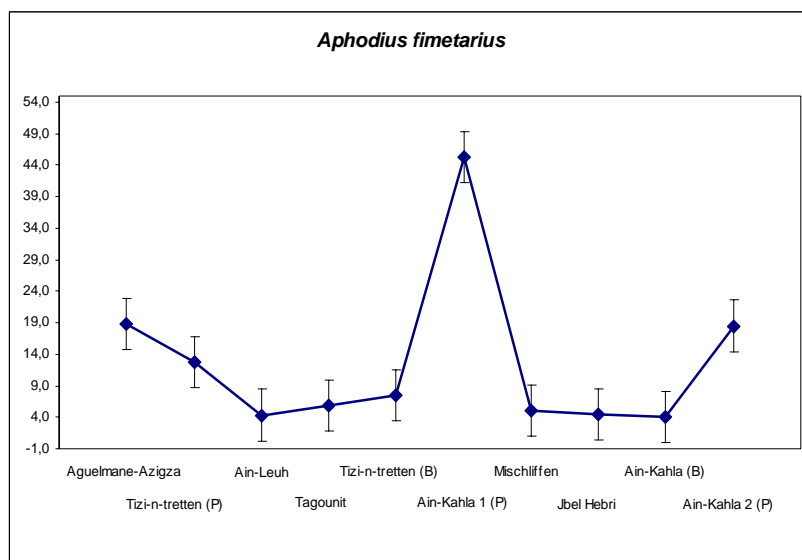


Fig. 125. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius fimetarius* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Altitudinalmente registramos la especie en todas las localidades (Fig.125), desde los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) hasta los 2.050 metros (pastizal de Ain-Kahla). Según Hollande & Théron (1998), en Marruecos alcanzaría los 2.000 metros (bosque de Haouanèt). Cota coincidente con la señalada por Paulian & Baraud (1982) para los Pirineos. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo colectaron, en el Medio Atlas, entre los 287 y los 1.664 metros. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros de altitud. En la Península Ibérica puede encontrarse a más de 2.500 metros (Ávila y Pascual, 1989; Veiga, 1998). En los Rhodopes bulgaros, se

encontraría desde los 200 hasta los 2.000 metros (Mikšić, 1957; Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a; Král & Malý, 1993; Lobo *et al.*, 2007b).

En peso seco, el conjunto de las colectas del muestreo (21,51 grs.), supone un 4,689 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,112 % del peso seco total.

En base a las referencias registradas (35 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,22 y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 4,02 y los 7,7 W (Fig.127). Llegando al litoral mediterráneo no alcanzaría el atlántico, y en el interior hasta zonas predesérticas. Una amplia distribución, como señalan Dellacasa & Pittino (1985) y Tauzin (1990).

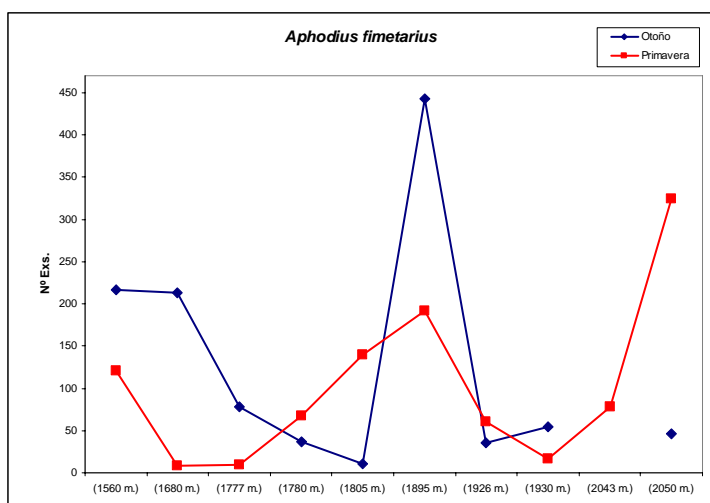


Fig. 126. Número de ejemplares de *Aphodius fimetarius* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

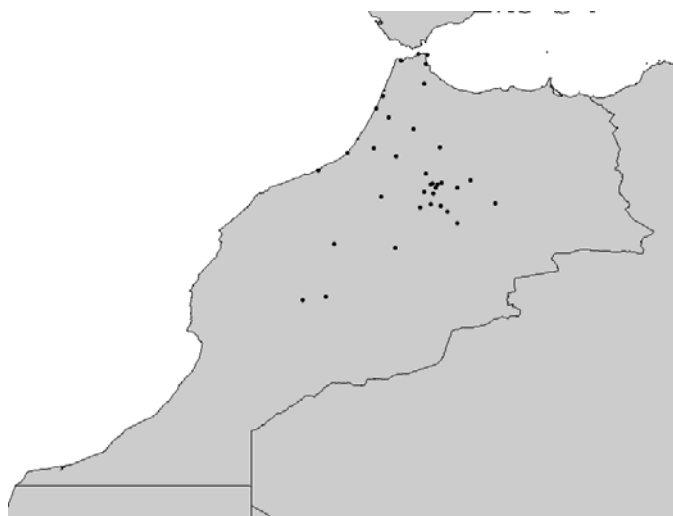


Fig. 127. Distribución de *Aphodius fimetarius* en Marruecos.

- **5.4.2.8.-** *Aphodius (Bodilus) ghardimaouensis* Balthasar, 1929: 7 mgrs. de peso seco.

De incierta posición taxonómica, varios autores (Schatzmayr, 1946; Mariani, 1959; Dellacasa, 1983; Dellacasa & Pittino, 1985; Dellacasa, 1988; Veiga, 1998; Dellacasa & Dellacasa, 2006) mantienen que se trata de la subespecie meridional de *Aphodius (Bodilus) ictericus* (Laicharting, 1781); en tanto otros (Baraud, 1992; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Haloti *et al.*, 2006) consideran que se trata de una especie bien diferenciada. En opinión de Dellacasa & Dellacasa (2005), su estatus taxonómico no puede considerarse definitivo.

Elemento circummediterráneo distribuido por toda la Europa meridional, incluida Córcega y Yugoslavia (Blanco Villero *et al.*, 2007), así como el norte de África (Túnez, Argelia, Marruecos, Egipto), Siria e Irán (Mateu, 1950; Kocher, 1958; Pierotti, 1977; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Galante, 1983a; Salgado, 1983; Dellacasa & Pittino, 1985; Baraud, 1985, 1987 y 1992; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Tauzin, 1990; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995). Macaronésico, se encuentra también en las Islas Canarias y en Madeira (Israelson *et al.*, 1981; Baraud, 1992 y 1994; Hollande & Thérond, 1998). En la Península Ibérica su distribución es amplia, haciéndose más raro hacia el norte (Baraud, 1977; Galante, 1983b; Salgado, 1983; Mesa, 1985; Ávila y Pascual, 1986, 1987a y b; Salgado y Galante, 1987; Salgado y Galante, 1987; Ruano *et al.*, 1988; Secq & Secq, 1989; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Ávila *et al.*, 1993; Ruiz, 1995; Lobo *et al.*, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998a; Veiga, 1998; Verdú, 1998; Cabrero-Sañudo y Lobo, 2000).

Únicamente hemos colectado esta especie en otoño (Fig.129), coincidiendo con lo observado por Fatima (1995) en Fez-Saïs. Mohammed (1995) lo registra, en la región de Ifran (Medio Atlas), entre junio y septiembre, con esporádicas capturas a lo largo del invierno. Por su parte, Janati-Idrissi (2000), aún reseñando su fenología eminentemente otoñal, lo registra a lo largo de todo el año. En la región de Ceuta (España), Ruiz (1995) señala un máximo poblacional en octubre, aunque, exceptuando el mes de febrero, se encuentra durante todo el año. Fenología coincidente con la señalada por Veiga (1998) para la Península Ibérica. Si bien, en determinadas zonas de Iberia (Salamanca), el pico demográfico se da en agosto (Galante, 1983a); estando, por lo general, presente entre

primavera y otoño (Ruano *et al.*, 1988). En Italia su fenología sería primavera-estival (Dellacasa, 1983).

La totalidad de los efectivos fueron recolectados en una estación de pastizal (Ain-Leuh, a 1.777 metros) (Fig.128). Esta preferencia por medios abiertos es señalada por Dellacasa (1983) para Italia, y por Ávila y Sánchez-Piñero (1990) para la Península Ibérica, si bien Galante (1978 y 1983) indica cierta predilección por las dehesas con pastos ganaderos. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo registraron, en el Medio Atlas, tanto en zonas forestales como de pradería.

En cuanto a su distribución altitudinal, en el norte de África se encuentra desde áreas litorales (Ruiz *et al.*, 1993) hasta los 1.664 metros en Ifran (Ruiz, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Haloti *et al.*, 2006). En la Península Ibérica se localizaría desde el nivel del mar hasta la cota de los 1.000 metros (Veiga, 1998).

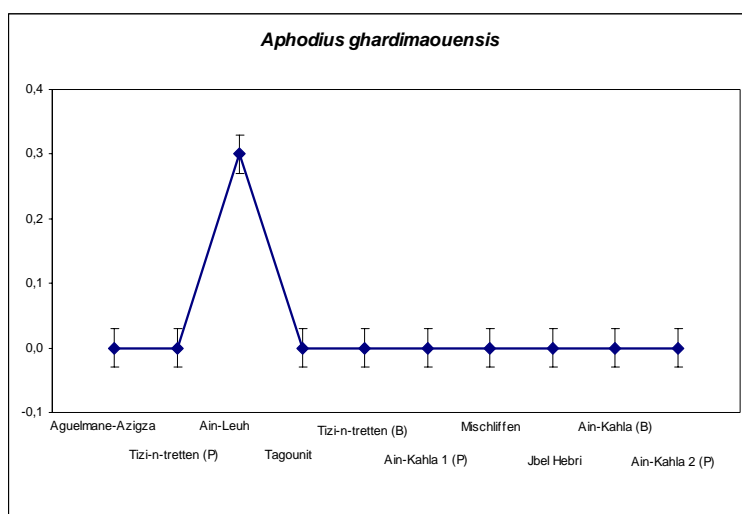


Fig. 128. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius ghardimaouensis* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

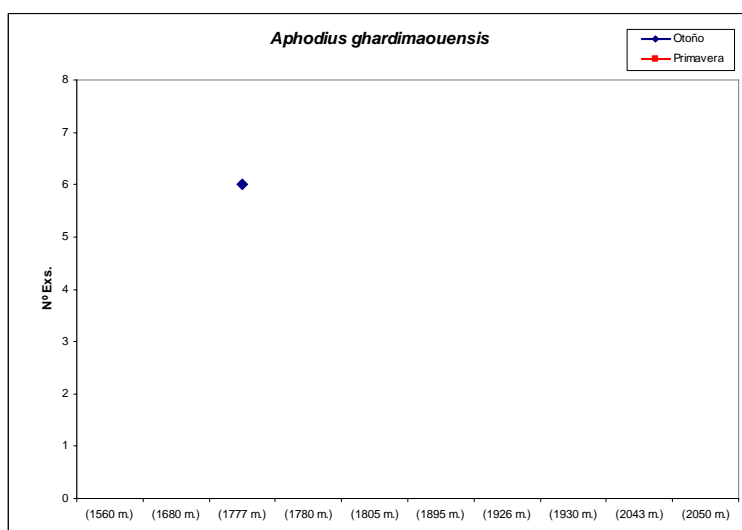


Fig. 129. Número de ejemplares de *Aphodius ghardimaouensis* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

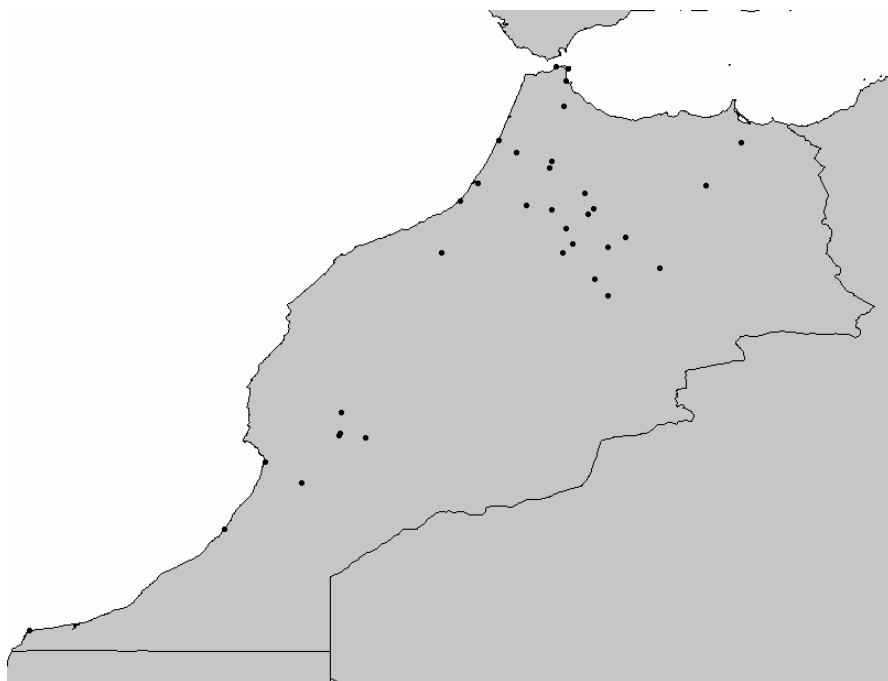


Fig. 130. Distribución de *Aphodius ghardimaouensis* en Marruecos.

En peso seco, el conjunto de las colectas del muestreo (42 mgrs.), supone un 0,009 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,002 % del peso seco total.

Conforme a los datos recopilados en nuestra matriz (34 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 27,95 y los 35,91 N; longitudinalmente, entre los 2,86 y los 12,91 W (Fig.130). Desde Berkane al este, alcanzando la costa mediterránea, hasta el litoral atlántico en zonas presaharianas (Tauzin, 1990). Una distribución muy amplia que, prácticamente, cubriría todo el país. Del Medio Atlas lo citan Dellacasa & Pittino (1985), aunque considerándolo subespecie de *Aphodius (Bodilus) ictericus*.

- **5.4.2.9.-** *Aphodius (Calamosternus) granarius* (Linnaeus, 1767): 4,08 mgrs. de peso seco.

Elemento cosmopolita originario de Europa (Horn, 1887). En el norte de África se encuentra desde Egipto a todo el Magreb (Kocher, 1958; Aguesse & Bigot, 1979-80;

Dellacasa, 1983; Dellacasa & Pittino, 1985; Tauzin, 1990; Schoolmeesters, 1995; Hollande & Thérond, 1998), si bien Baraud (1985) no lo señala de Marruecos. Muy común también en la fauna íbero-balear (Uhagón, 1879; Báguena, 1967; Martín-Piera y Lobo, 1992; Veiga, 1998). Introducido en México (Cabrero-Sañudo *et al.*, 2007)

En nuestro muestreo ha aparecido con mayor frecuencia en octubre (95,454 % de las colectas, n = 66), resultando escaso en mayo (3 ejemplares): Fig.132. Kadiri (1989) únicamente lo colecta en febrero, en el Marruecos oriental. Sin embargo, en la región de Ceuta (España) su fenología es primaveral (Ruiz, 1995). Al igual que en Chiclana de la Frontera (Cádiz), según (Ávila y Sánchez-Piñer, 1990), o en Navarra (Agoiz-Bustamante, 2008: *en prensa*) y, por lo general, en toda la Península Ibérica (Veiga, 1998). En otras zonas de Iberia suele ser primavera-estival (Salgado y Delgado, 1979; Galante, 1983a; Delgado y Salgado, 1990; Baselga y Novoa, 2004; Cartagena y Viñolas, 2004), pudiendo prolongarse hasta noviembre (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988). En Francia e Italia se encontraría a lo largo de todo el año, pero especialmente en primavera (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Lumaret & Kirk, 1987). En Europa, según Baraud (1992) sería un elemento primaveral. Fenología primavera-estival que también ha sido datada en Nebraska (Estados Unidos) (Ratcliffe, 1991); en Carolina del Norte (Bertone *et al.*, 2005) es tardo invernal y primaveral.

Respecto al tipo de hábitat, únicamente lo registramos en zonas abiertas, nunca en áreas forestales. Kadiri (1989) lo colectó desde la zona litoral hasta la cota de los 1.310 metros en el Marruecos oriental, en todo tipo de hábitats. En Francia, Lumaret & Kirk (1987) lo colectaron tanto en prados como en garriga baja. Coincide Veiga (1998), quien lo señala, para la Península Ibérica, tanto de hábitats abiertos como de cerrados.

Altitudinalmente (Fig.131) colectamos *Aphodius granarius* en todas las cotas muestreadas, desde los 1.560 hasta los 2.050 metros, con la excepción de las tres estaciones boscosas intercaladas en ese rango. Para el Magreb, Hollande & Thérond (1998) lo señalan hasta los 2.500 metros. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 286 metros de altitud. Ruiz (1995) lo señala del área litoral en Ceuta (España). En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se encontraría desde el nivel del mar hasta los 2.200 metros en los Pirineos. En los Rhodopes bulgaros, se en-

contraría desde los 700 hasta los 1.500 metros (Angelov, 1965; Zacharieva, 1965b; Král & Malý, 1993; Lobo *et al.*, 2007b).

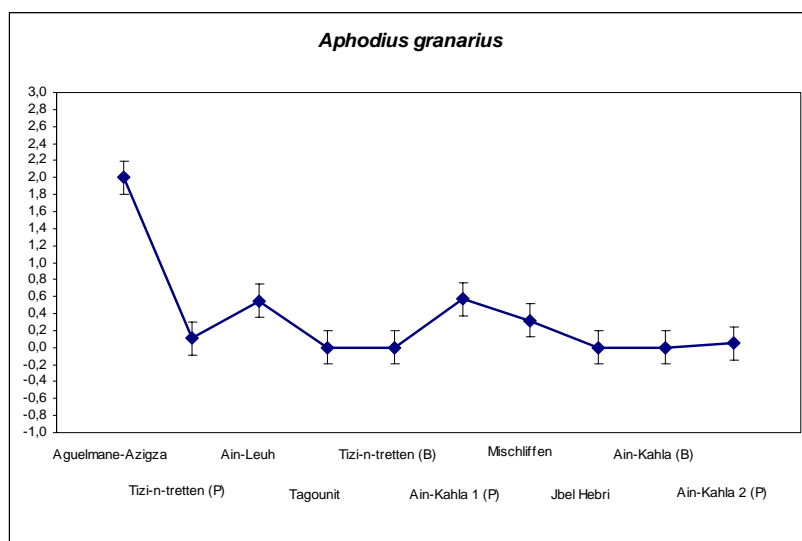


Fig. 131. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius granarius* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

El conjunto de las colectas del muestreo (269,28 mgrs.), supone un 0,059 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,014 % del peso seco total.

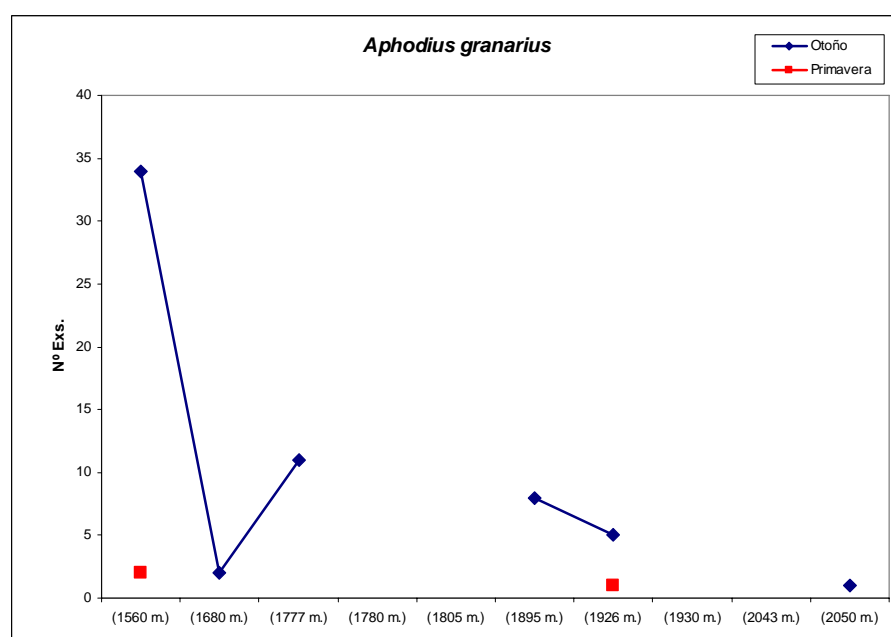


Fig. 132. Número de ejemplares de *Aphodius granarius* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a las referencias recopiladas (40 citas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 29,13 y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 2,02 y los 10,4 W (Fig.133). Como característico ubiquista se encontraría por todo Marruecos, conforme señalan diversos autores (Kocher, 1958; Aguesse & Bigot, 1979-80; Tauzin, 1990), si bien Dellacasa & Pittino (1985) restringen su distribución a la Cordillera del Atlas.

En relación con ese carácter ubicuo y cosmopolita, debe indicarse que el régimen alimenticio de *Aphodius granarius* no se limita a la coprofagia, sino que se extiende a comportamientos necrófagos y saprófagos (Ruano *et al.*, 1988). Polifagia reseñada por Lugger (1899), Landin (1961), Ritcher (1966) y Dellacasa (1983): estiércol, detritus vegetales, tierra rica en humus.

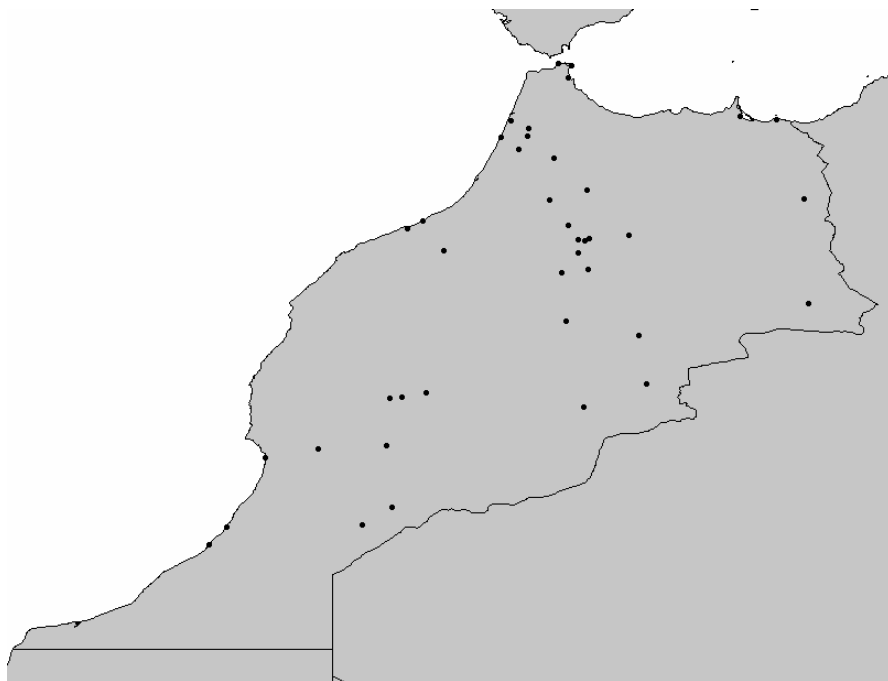


Fig. 133. Distribución de *Aphodius granarius* en Marruecos.

- **5.4.2.10.-** *Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758): 3,25 mgrs. de peso seco.

Elemento euroasiático de corología holopaleártica (La Greca, 1964), con una amplia distribución por todo el norte de la región holártica hasta Asia Menor, Tíbet y Siberia (Baraud, 1977 y 1992; Pierotti, 1977; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1992; Hollande & Thérond, 1998). En el norte de África se encuentra en Arge-

lia y Marruecos (Baraud, 1985; Tauzin, 1990; Ávila *et al.*, 1993; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995). En la Península Ibérica, según Báguena (1967), es una especie poco frecuente aunque bien distribuida. Dicho autor lo cita de todas las regiones peninsulares, excepto de Andalucía, de donde -sin ambargo- lo señalaría Ávila (1984). En opinión de Veiga (1998) tan sólo resultaría escaso en la región sur-levantina. Ha sido introducido en Norteamérica (Schaeffer, 1915; Leng, 1928; Cartwright, 1934; Brimley, 1938; Brown, 1940 y 1967; Mohr, 1943; Horion, 1958; Jerath, 1960b; Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Lobo, 1994; Lastro, 2006).

Únicamente hemos registrado la especie en otoño (Fig.135), en muy bajo número (tres ejemplares). Por el contrario, en la región de Ceuta (España), donde no resulta escaso, su fenología es predominantemente primavero-estival, si bien se encuentra entre febrero y octubre (Ávila *et al.*, 1993; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995). En el Rif (Ruiz, 2002) localiza la especie en agosto. Estacionalidad coincidente con la datada en la Península Ibérica (Martín-Piera *et al.*, 1986; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Veiga, 1998; Baselga y Novoa, 2004): de abril a octubre, con un máximo poblacional en verano. En Italia, donde también resulta frecuente, se comportaría como primavero-estival (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983). Al igual que en Francia (Paulian & Baraud, 1982; Lumaret & Kirk, 1987), donde se encuentra entre febrero y diciembre (Lumaret, 1990). En Suecia su fenología también es primavero-estival (Landin, 1961). Asimismo se comporta en Estados Unidos (Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Lastro, 2006).

A pesar de las escasas colectas, en el área de estudio lo hemos registrado preferentemente en medios abiertos (66,667 % de los ejemplares, $n = 3$), habiéndose colectado un único individuo en zona boscosa. Ávila *et al.* (1993), así como Ruiz (1995), lo han recolectado, en la región de Ceuta (España), en zonas despejadas correspondientes a estadios de degradación del alcornocal. En el Rif, Ruiz (2002) registra la especie en hábitats abiertos. No así Ávila y Sánchez-Piñero (1990) en Chiclana de la Frontera (Cádiz). Paulian & Baraud (1982) y Baraud (1985) recogen una cita otoñal del bosque de Mamora (Marruecos), registro reseñado por Ávila *et al.*, (1993). En la Francia mediterránea, Lumaret & Kirk (1987) lo colectaron en garriga baja.

En cuanto a su repartición altitudinal (Fig.134), sólo hemos registrado *Aphodius haemorrhoidalis* a 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza), 1.777 (pastizal de Ain-Leuh) y 1.805 metros (bosque de Tizi-n-tretten). Carácter montano coincidente con el ya dado, en la Península Ibérica, por Ávila (1984) y por Ávila y Pascual (1989) para Sierra Nevada, donde puede encontrarse hasta los 2.500 metros (Veiga, 1998). En el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006) se encuentra desde zonas litorales hasta los 940 metros. Asimismo, por lo que respecta a Iberia, Veiga (1998) señala su presencia desde el nivel del mar hasta cotas superiores a los 2.200 metros. A tenor de la distribución en el Tíbet, señalada por Hollande & Théron (1998), resulta claro que es una especie con un amplio rango en su distribución altitudinal. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 650 hasta los 2.000 metros (Zacharieva, 1965b; Lobo *et al.*, 2007b).

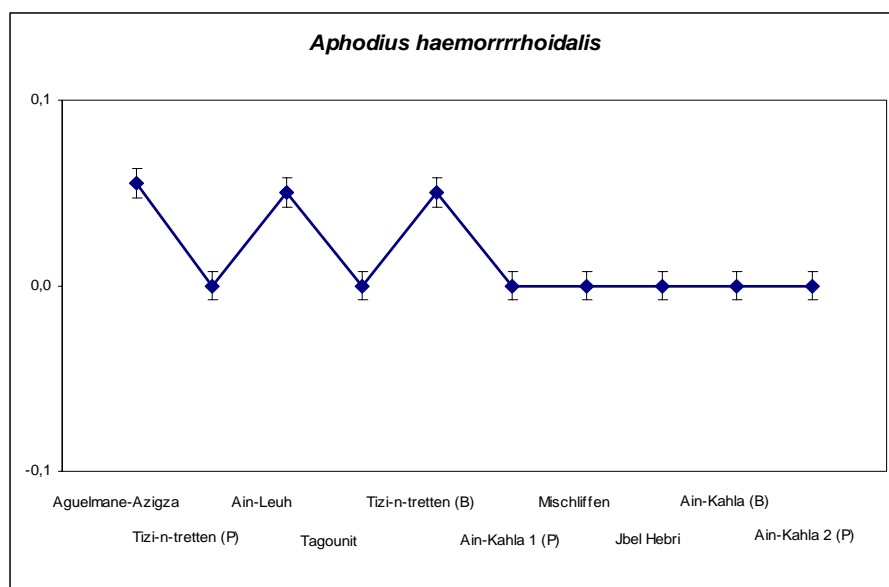


Fig. 134.
Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius haemorrhoidalis* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

El conjunto de las colectas del muestreo (9,75 mgrs.), supone un 0,002 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,0005 % del peso seco total.

Aun contando con pocas referencias (14 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 33,05 y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 5,05 y los 6,83 W (Fig.136). Alcanzando la Península Tingitana, la costa mediterránea en Ceuta (Ruiz, 1995), se extendería hasta el litoral atlántico (Rabat, Kenitra) (Tauzin, 1990), mostrando una marcada preferencia por la cordi-

llera del Atlas. No encontrándose más al sur de la misma. Lo que confirma el carácter montano ya reseñado. Mas, como más arriba comentábamos, se trata de una especie que puede resultar abundante en determinadas áreas litorales del norte de África (Ruiz, 1995).

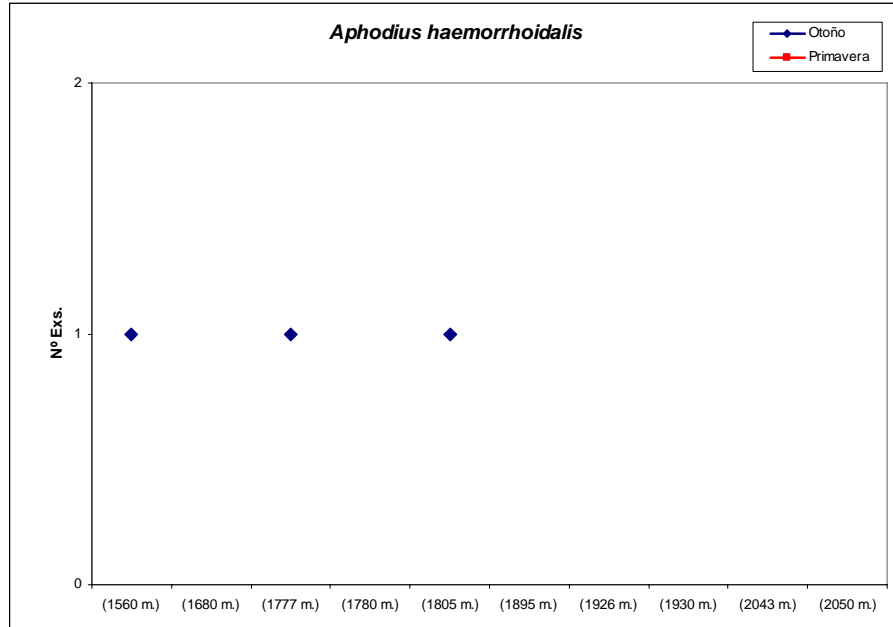


Fig. 135. Número de ejemplares de *Aphodius haemorrhoidalis* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

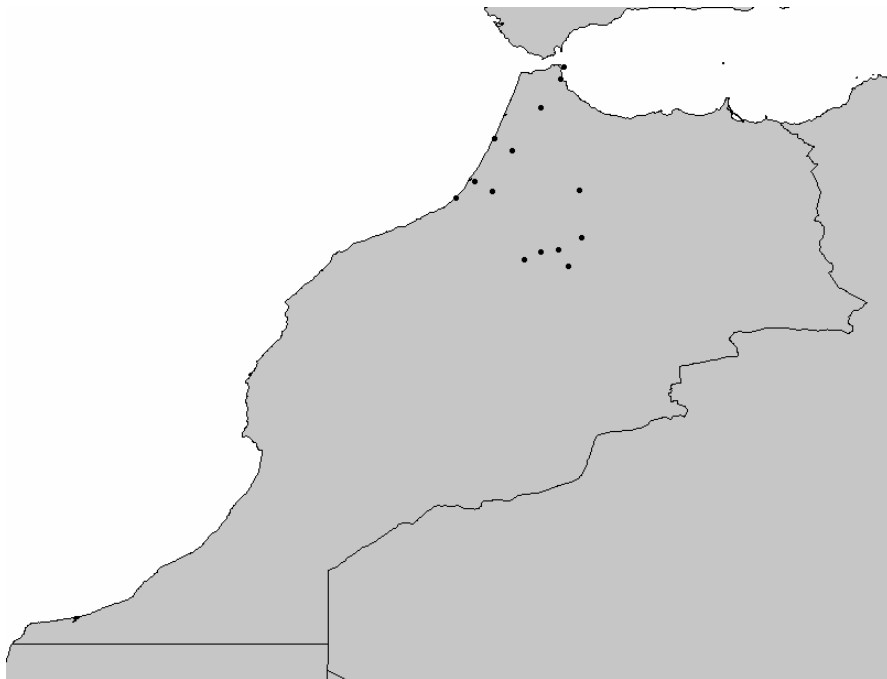


Fig. 136. Distribución de *Aphodius haemorrhoidalis* en Marruecos.

- **5.4.2.11.-** *Aphodius (Mecynodes) leucopterus* Klug, 1845: 5 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico de distribución ibero-balear y norteafricana (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto), alcanzando Arabia, Israel, Turkmenistán, Turquestán y Afganistán (Tenenbaum, 1915; Báguena, 1967; Baraud, 1985; Baraud, 1992; Hollande & Thérond, 1998; Martín-Piera y Lobo, 1992). En la Península Ibérica se distribuye por la mitad meridional (de la Fuente, 1926; Báguena, 1927, 1930 y 1967; Baraud, 1977), así como en las Islas Baleares (Martín-Piera y Lobo, 1992; Veiga, 1998). Macaronésico, por ende, se encuentra en las Islas Canarias (Hollande & Thérond, 1998).

Tan sólo hemos colectado ocho ejemplares durante el muestreo primaveral en el pastizal de Tizi-n-tretten (1.680 metros): Figs.137 y 138. En peso seco (40 mgrs.), supone un 0,008 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) y un 0,002 % del peso seco total (1.924,351 grs.): Tabla XX.

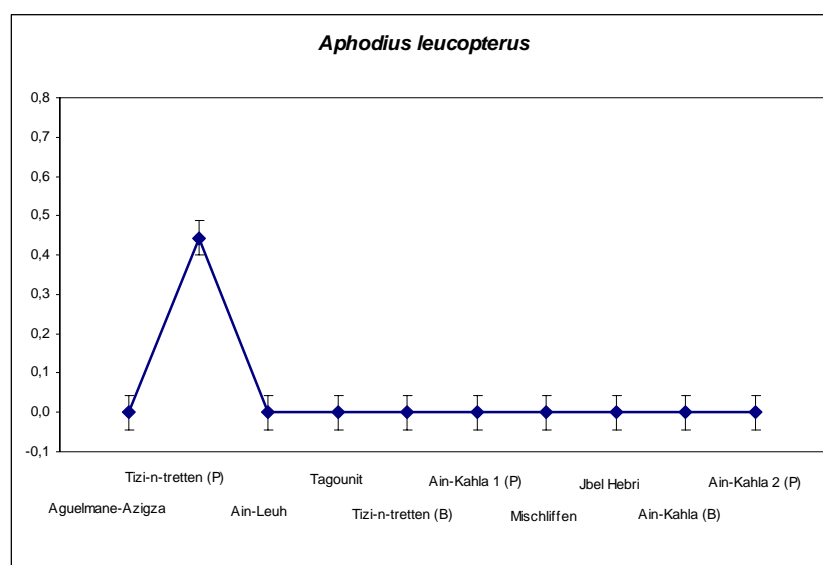


Fig. 137. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius leucopterus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Coincide la fenología primaveral con la señalada por Veiga (1998) para la Península Ibérica. Autor que, asimismo, señala una preferencia por cotas litorales.

En base a las escasas referencias (6 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,51 y los 34,68 N; longitudinalmente, entre los 1,91 y los 9,77 W (Fig.139). Desde Oujda, en el este, hasta el litoral atlántico. No parece una especie frecuente ni extensamente repartida.

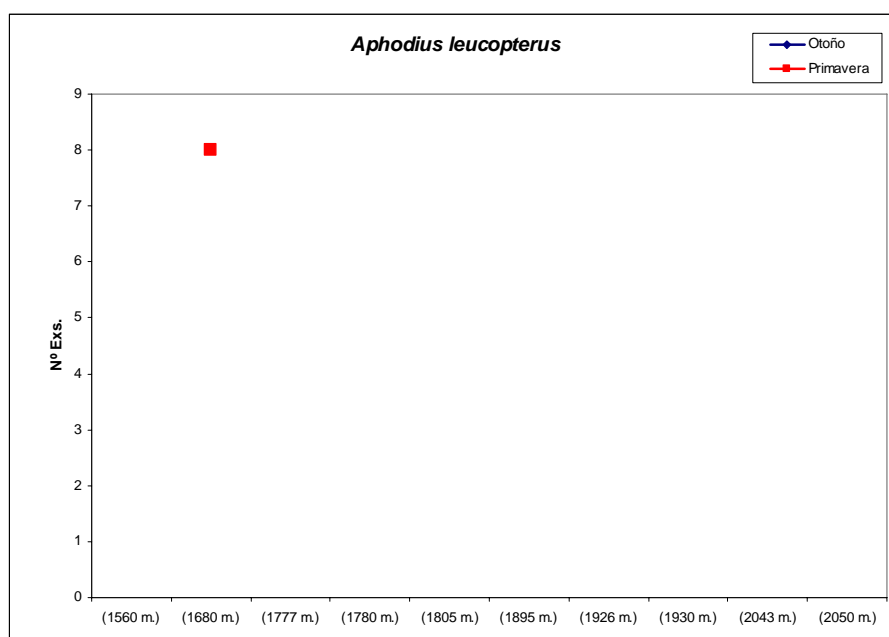


Fig. 138. Número de ejemplares de *Aphodius leucopterus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

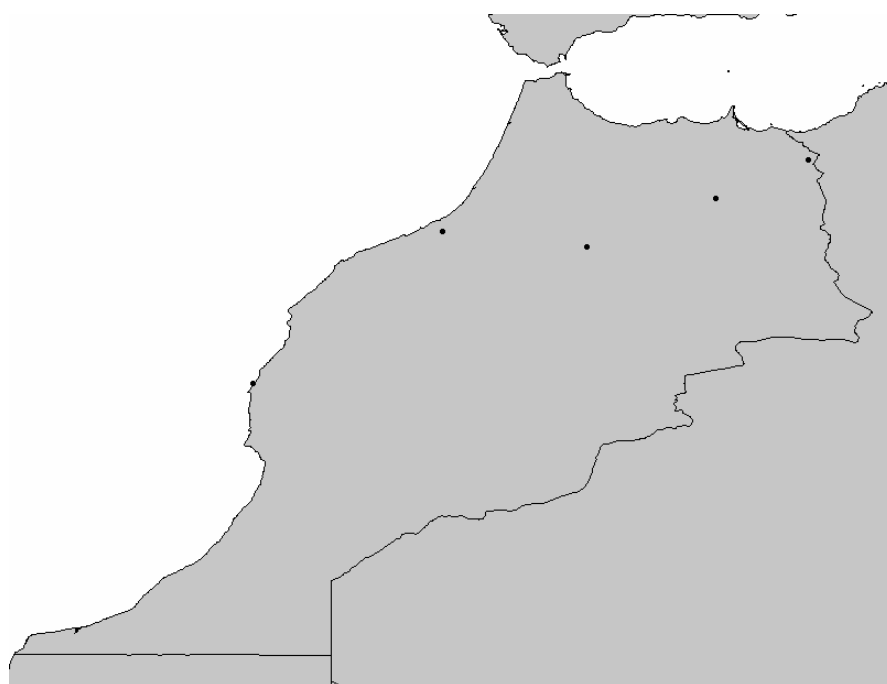


Fig. 139. Distribución de *Aphodius leucopterus* en Marruecos.

- **5.4.2.12.-** *Aphodius (Labarrus) lividus* (Olivier, 1789): 3 mgrs. de peso seco.

Elemento cosmopolita (Dellacasa, 1983) que se distribuye prácticamente por todos los continentes (Paulian, 1959; Petrovitz, 1972; Pierotti, 1977). Presente en la Europa central y meridional (Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992). Presente, asi-

mismo, en todo el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Hollande & Thérond, 1998), salvo en regiones montañosas (Baraud, 1985), si bien Dellacasa & Pittino (1985) lo citan de la Cordillera del Atlas. En Marruecos alcanzaría desde las regiones saharianas (Kocher, 1958) hasta el litoral atlántico (Tauzin, 1990). En la Península Ibérica es relativamente poco frecuente (Báguena, 1967), si bien está ampliamente repartido (López-Seoane, 1866; Cuní y Martorell, 1895; de la Fuente, 1907 y 1926; Báguena, 1927 y 1967; Cobos, 1949; Carrión, 1961; Torres-Sala, 1962; Baraud, 1977; Galante, 1983c; Toribio, 1985; Ávila y Pascual, 1987a; Mesa, 1985; Secq & Secq, 1989; Ávila y Sánchez Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Ruiz *et al.*, 1993; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Ruiz, 1995; Martín-Piera y Lobo, 1996; Lobo *et al.*, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998a; Veiga, 1998; Verdú, 1998; Cabrero y Lobo, 2000; Cabrero-Sañudo, 2004; Zamora-Pastor, 2005; Hortal *et al.*, 2006). Ha sido introducido en Norteamérica (Schwarz, 1878; Horn, 1887; Schmidt, 1922; Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Navarrete *et al.*, 2001; Navarrete y Heredia, 2005; Cabrero-Sañudo *et al.*, 2007) e incluso en El Caribe (Martínez Hernández, 2007).

En nuestro muestreo lo hemos colectado exclusivamente en primavera (Fig.141), coincidiendo con lo observado por Janati-Idrissi (2000) en la misma área. En la región de Ceuta (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995) su fenología es estival. En la Península Ibérica su fenología es eminentemente otoñal (Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Veiga, 1998), con algunos registros en primavera y verano (Galante, 1983a; Delgado y Salgado, 1990). En Francia (Paulian & Baraud, 1982) se encuentra entre septiembre y junio. En Nebraska (Estados Unidos) ha sido registrado entre julio y septiembre (Ratcliffe, 1991). Durante etapas de sequía puede desarrollar comportamientos cleptoparásitos en nidificaciones de otros Escarabeidos, como Rougon & Rougon (1983) han testificado en el desértico Sahel (Níger).

En relación al tipo de hábitat, registramos esta especie mayoritariamente en medios abiertos (93,333 % de los individuos, n = 15), con tan solo un ejemplar hallado en una estación boscosa (Ain-Kahla, a 2.043 metros). Lo que coincide con las observaciones de Janati-Idrissi *et al.* (1999).

Por lo que respecta a la altitud (Fig.140), lo recolectamos entre los 1.560 metros y la citada cota forestal (2.043 metros). Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) única-

mente lo encontraron a 287 metros en el Medio Atlas. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 286 metros de altitud. Aunque, Baraud (1985) y Hollande & Thérond (1998) lo consideran común en el norte de África, salvo en montaña, Dellacasa & Pittino (1985) lo citan de la Cordillera del Atlas. En la Península Ibérica coloniza zonas templadas de baja altitud, siendo muy frecuente en áreas litorales (Veiga, 1998).

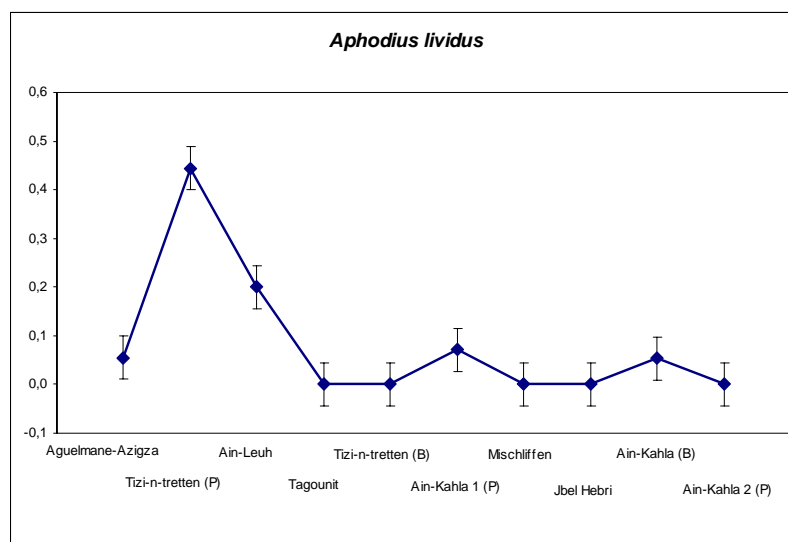


Fig. 140. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius lividus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

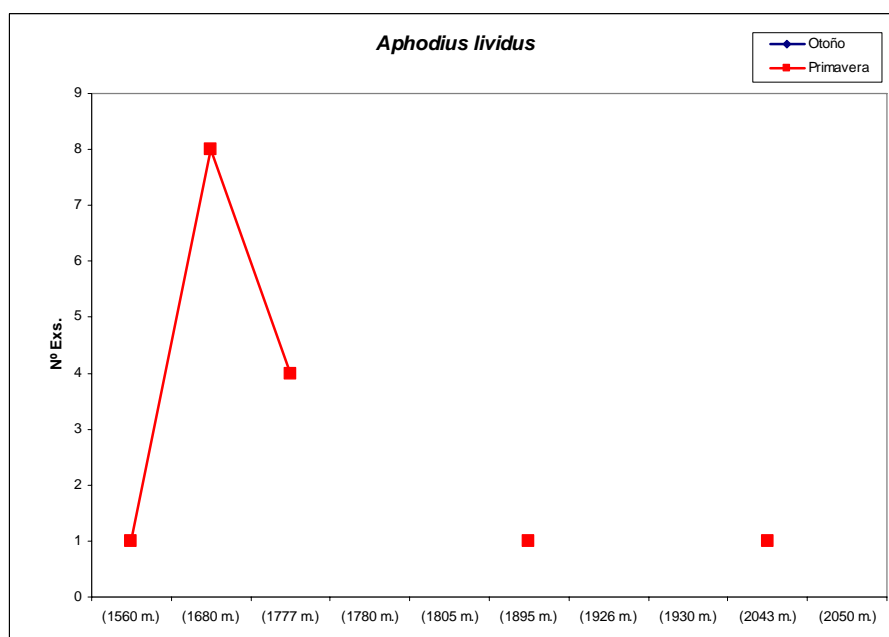


Fig. 141. Número de ejemplares de *Aphodius lividus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

El conjunto de las colectas del muestreo (45 mgrs.), supone un 0,009 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,002 % del peso seco total.

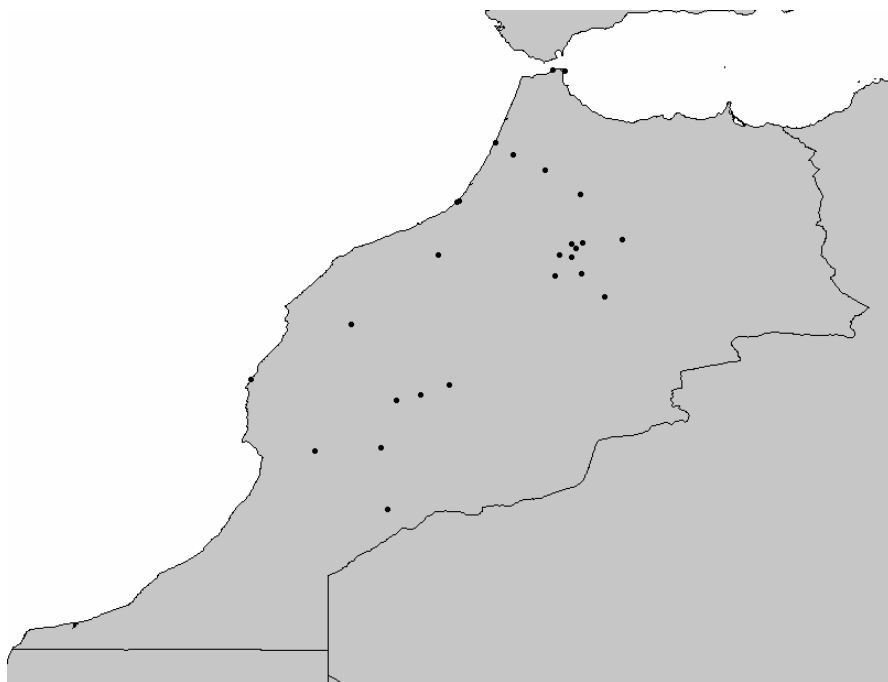


Fig. 142. Distribución de *Aphodius lividus* en Marruecos.

En base a nuestra recopilación de datos (27 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 29,67 y los 35,91 N; longitudinalmente, entre los 4,5 y los 9,77 W (Fig.142). Es decir, desde la región de Ceuta (España) hasta áreas presaharianas, y desde el Medio Atlas hasta la costa atlántica (Essaouira).

- **5.4.2.13.-** *Aphodius (Bodilus) longispina* Küster, 1854: 6 mgrs. de peso seco.

Especie de corología surmediterránea (La Greca, 1964; Pierotti, 1977). Con una distribución ibero-balear (Báguena, 1967; Martín-Piera y Lobo, 1992; Baraud, 1992; Sánchez-Piñero & Ávila, 1992), itálica y magrebínica (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) (Pardo Alcaide, 1955; Kocher, 1958; Carrion, 1961; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995; Hollande & Thérond, 1998). Baraud (1985) recoge, con dudas, una cita del Sinaí (Egipto). En la Península Ibérica, preferentemente,

coloniza áreas del centro, sur y levante, con algunas citas puntuales en provincias más septentrionales; citado además de las Islas Baleares (Menorca): Navás (1904); de la Fuente (1926); Báguena (1927); Español (1949); Carrión (1961); Torres-Sala (1962); Báguena (1967); Baraud (1977); Mesa (1985); Ruiz *et al.* (1993); Ruiz (1995); Martín-Piera y Lobo (1996); Lobo *et al.* (1997); Veiga (1998); Verdú (1998); Cabrero-Sañudo (2004); Hortal *et al.* (2006).

Únicamente hemos registrado este elemento durante el muestreo de primavera (Fig.144) y siempre en medios abiertos. Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) únicamente lo colectó en el mes de octubre. La fenología datada en otras zonas de Marruecos es primavera-estival, entre abril y junio (Pardo Alcaide, 1955; Carrión, 1961). En la región de Ceuta (España), Ruiz *et al.* (1993) y Ruiz (1995) lo colectaron en verano (junio y julio) y siempre en medios abiertos. También en la Península Ibérica, donde su fenología es estival (Veiga, 1998; Agoiz-Bustamente, 2008: *en prensa*), parece decantarse por áreas áridas (Sánchez-Piñero & Ávila, 1992).

En relación a su distribución altitudinal (Fig.143), un 83,333 % de los individuos (n = 60) fueron registrados en la cota más baja de las muestreadas (pastizal de Aguelmane-Azigza: 1.560 metros), el resto en la siguiente en altitud (pastizal de Tizi-n-tretten: 1.680 metros). En otro estudio realizado en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) sólo lo colectaron en medios abiertos. Kocher (1958) llega a citarlo hasta los 2.000 metros de altitud, en la Cordillera del Atlas. Sin embargo, Janati-Idrissi *et al.* (1999) sólo lo recolectaron a 919 metros en el Medio Atlas. En la Península Ibérica, su presencia es más frecuente en cotas bajas, pudiendo superar los 1.500 metros (Veiga, 1998); lo que viene a coincidir con lo observado en nuestro estudio.

El conjunto de las colectas del muestreo (360 mgrs.), supone un 0,078 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,019 % del peso seco total.

En base a las escasas referencias recopiladas (12 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 32,69' y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 1,91 y los 6,84 W (Fig.145). Desde Ceuta (España)

hasta el Medio Atlas y de Oujda (al este) al litoral atlántico (Rabat). La escasez de registros confirma la rareza de esta especie en Marruecos.

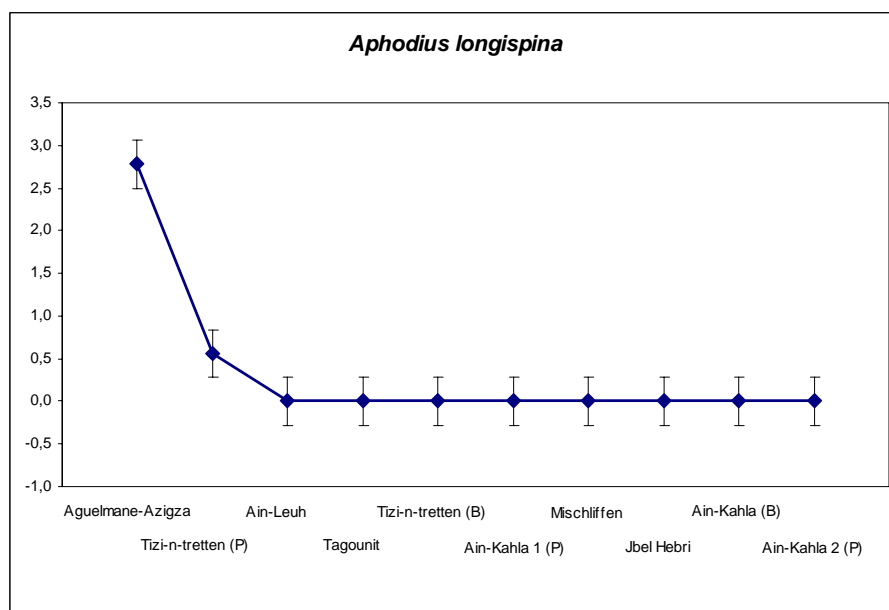


Fig. 143. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius longispina* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

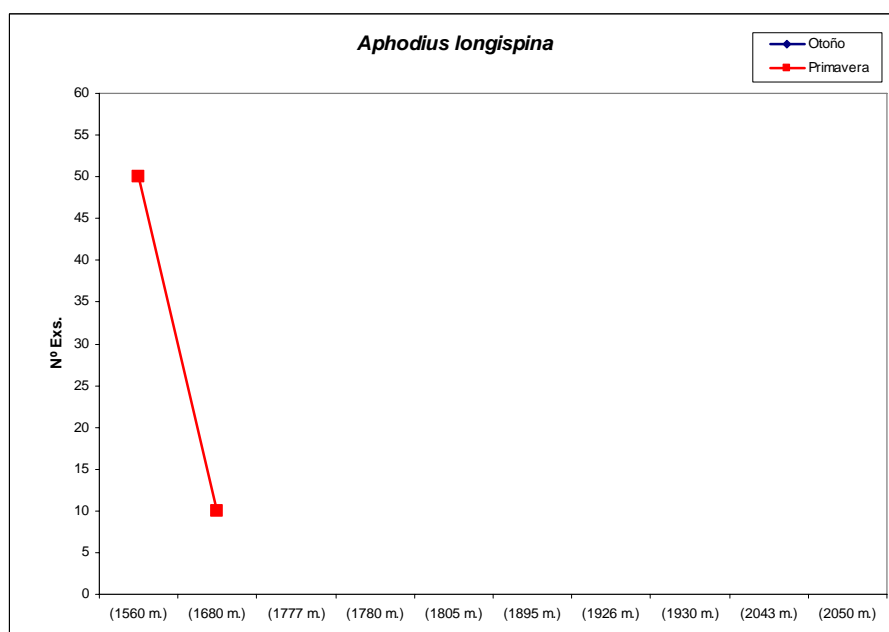


Fig. 144. Número de ejemplares de *Aphodius longispina* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

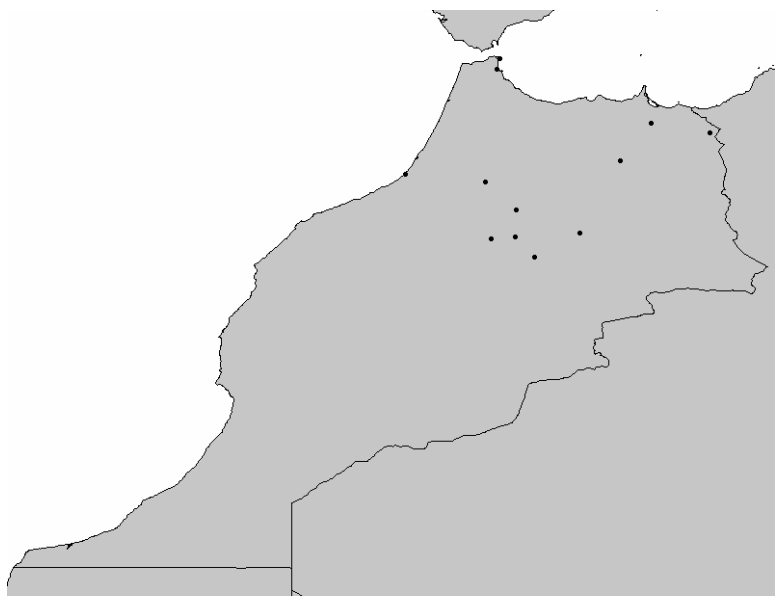


Fig. 145.
Distribución de
Aphodius
longispina en
Marruecos.

- **5.4.2.14.-** *Aphodius (Bodilus) lugens* Creutzer, 1799: 6 mgrs. de peso seco.

Elemento euroturánico que se distribuye por la Europa central y meridional, norte de África, Asia Menor, Transcaucasia, Transcaspio, Irán, Turquestán y norte de Afganistán (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983). Si bien se creía que en el Magreb únicamente se encontraba en Marruecos (Kocher, 1958; Pierotti, 1977; Baraud, 1985 y 1992; Dellacasa & Pittino, 1985; Tauzin, 1990), Hollande & Thérond (1998) también lo citan de Argelia y Túnez. En la fauna ibero-balear resulta común y muy ampliamente repartido (Báguena, 1967; Martín-Piera y Lobo, 1992; Veiga, 1998).

Únicamente hemos colectado un ejemplar en primavera y en zona de pastizal (estación de Tizi-n-tretten: 1.680 metros): Figs.146 y 147. Según los datos de Mohammed (1995) y Janati-Idrissi (2000), referidos a la región de Ifran (Medio Atlas), la fenología sería predominantemente estival. En lo que coincide Kadiri (1989), respecto a Aïn-Kerma (Marruecos oriental). Sin embargo, en Fez-Saïs se comporta como primavera-otoñal, no encontrándose durante el verano (Fatima, 1995). La fenología coincide con la primavera-estival señalada por varios autores para la Península Ibérica (Ruano *et al.*, 1988; Delgado y Salgado, 1990; Veiga, 1998). Sin embargo, en el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006) se comporta como otoño-invernal. También en Iberia prefiere terrenos expuestos y soleados (Veiga, 1998).

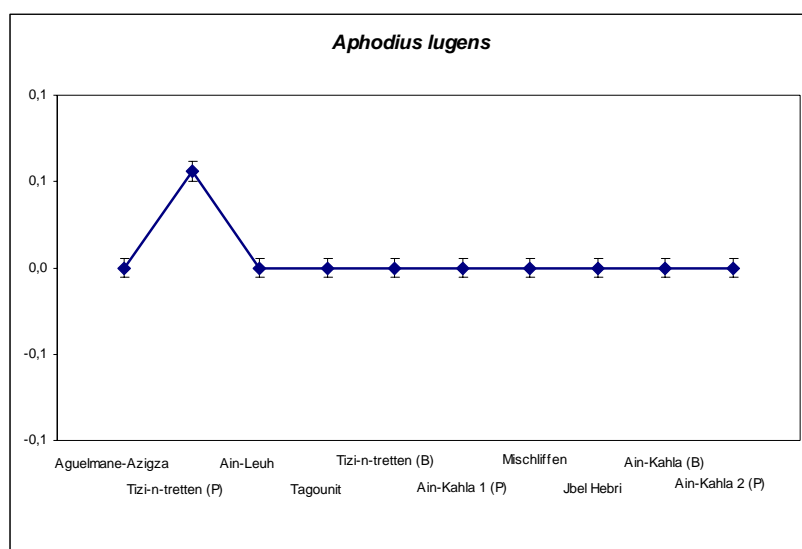


Fig. 146. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius lugens* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Tanto Baraud (1985) como Hollande & Thérond (1998) lo consideran común en la Cordillera del Atlas. Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo registran entre los 287 y los 1.664 metros en el Medio Atlas, tanto en áreas de pastizal como de bosque. Kocher (1958) lo cita hasta los 2.500 metros en el Alto Atlas. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros de altitud, en medio abierto. Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, entre la costa y los 960 metros, tanto en medios abiertos como en cerrados. Y Errouissi *et al.* (2004a), por su parte, a 571 metros al sur de Fez. En Italia es una especie montana característica de los medios expuestos (Dellacasa, 1983). En la Península Ibérica raramente se encuentra por debajo de los 500 metros, pudiendo alcanzar los 2.000 (Veiga, 1998).

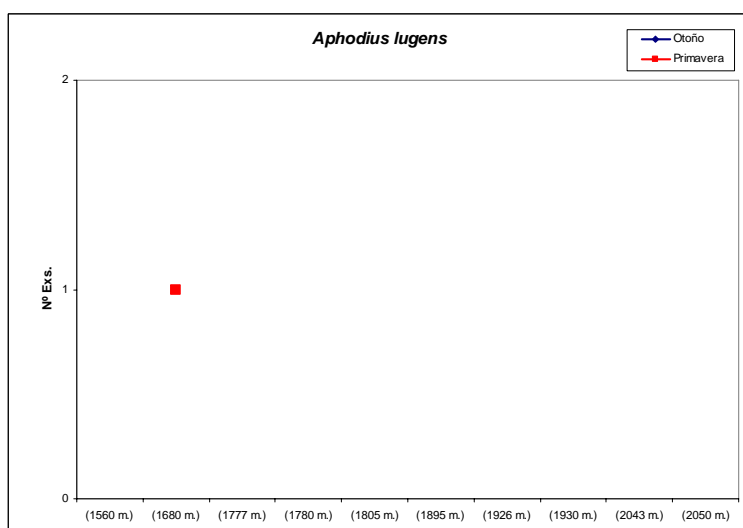


Fig. 147. Número de ejemplares de *Aphodius lugens* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

El conjunto de las colectas del muestreo (6 mgrs.), supone un 0,001 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,0003 % del peso seco total.

En base a los registros reunidos (36 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,28 y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 1,91 y los 9,77 W (Fig.148). Se encontraría por todo Marruecos, conforme señalan diversos autores (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Dellacasa & Pittino, 1985; Tauzin, 1990): desde Oujda, al este, hasta el litoral atlántico (Essaouira), y de Ceuta (España) al Atlas; más allá de dicha cordillera no ha sido registrado.

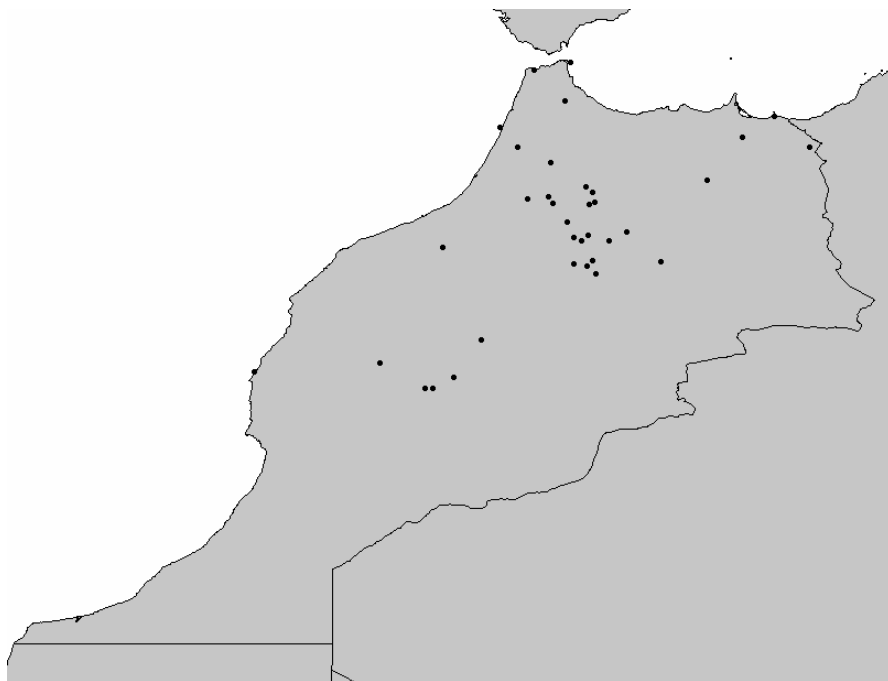


Fig. 148. Distribución de *Aphodius lugens* en Marruecos.

- **5.4.2.15.-** *Aphodius (Chilothorax) melanostictus* W. Schmidt, 1840: 3,5 mgrs. de peso seco.

De amplia distribución paleártica, se encuentra por toda Europa, excepto la septentrional, Transcaucasia, Turquestán, norte de África (Argelia, Marruecos, Túnez, Libia y Egipto), península del Sinaí y Siria (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983;

Baraud, 1985 y 1992; Tauzin, 1990; Hollande & Thérond, 1998). En la Península Ibérica resulta frecuente (Medina, 1895; de la Fuente, 1926; Carrión, 1961; Báguena, 1967; Veiga, 1998).

En nuestro muestreo únicamente hemos registrado este elemento euroturánico (La Greca, 1964) en octubre (Fig.150). Janati-Idrissi *et al.* (1999) también la señalan como otoñal del Medio Atlas. Sin embargo, Janati-Idrissi (2000) lo colecta, en la misma cordillera, entre febrero y diciembre. En Francia (Paulian & Baraud, 1982), Bélgica (Janssens, 1960) y determinadas áreas de la Península Ibérica (Ruano *et al.*, 1988), en cambio, su fenología es primaveral. La fenología ibérica ha sido estudiada detalladamente por Veiga (1998), quien concluye se trata de una especie bivoltina, con una generación otoñal (más numerosa en efectivos) y otra invierno-primaveral.

Respecto a sus preferencias ambientales, muestra una marcada preferencia por los medios cerrados (94,745 % de los ejemplares, n = 69.825), con una menor representación en aquellos abiertos (3.669 individuos): Fig.149. Predilección constatada también por Janati-Idrissi *et al.* (1999) en el Medio Atlas y por Kadiri (1989) en el Marruecos oriental.

Altitudinalmente (Fig.149), recolectamos *Aphodius melanostictus* en todas las cotas muestreadas en el Medio Atlas. El máximo poblacional (86,099 % de los efectivos) lo detectamos en el bosque de Tagounit, a 1.780 metros, seguido por la estación forestal de Ain-Kahla (2.043 metros) con un 8,564 % de las colectas de esta especie. Lo que corrobora las observaciones de Hollande & Thérond (1998) acerca de su distribución en el Atlas Medio. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo recolectan entre los 919 y los 1.600 metros en el Medio Atlas. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) sólo lo registró a 960 metros. En la Península Ibérica es más frecuente entre los 500 y los 1.000 metros, pudiendo alcanzar los 1.800 (Veiga, 1998). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 200 hasta los 2.000 metros (Mikšić, 1957; Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a; Král & Malý, 1993; Lobo *et al.*, 2007b).

Por lo que se refiere a su representatividad en biomasa, el peso seco de las colectas de esta especie (244,387 gramos) supone un 53,27 % del total de los endocópidos (458,768 grs.): Tabla XX. Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351

grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), supone un 12,699 % del peso seco total.

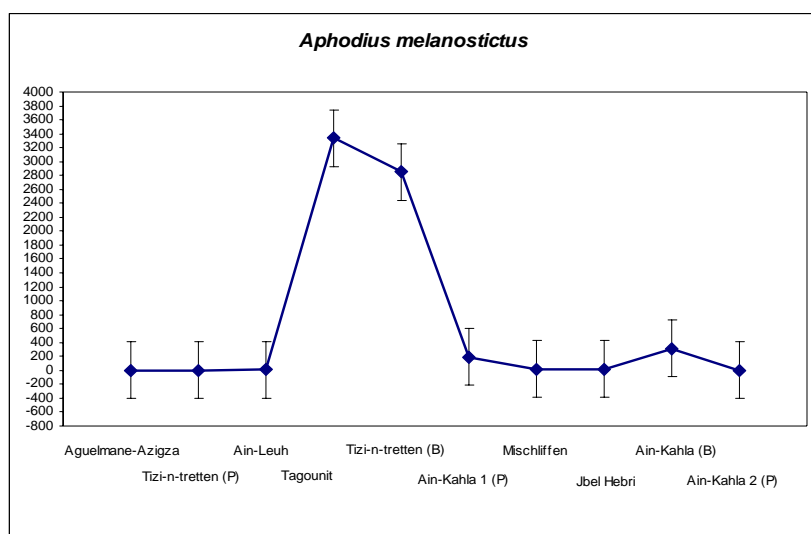


Fig. 149. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius melanostictus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

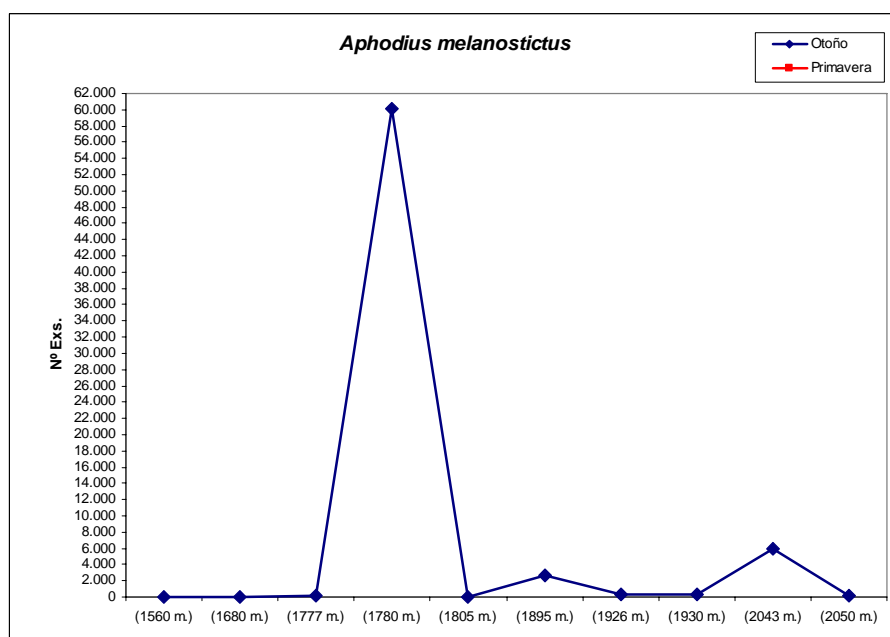


Fig. 150. Número de ejemplares de *Aphodius melanostictus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

Conforme a la recopilación de citas (20 localidades referenciadas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), su presencia en Marruecos resulta muy restringida. Se distribuiría, latitudinalmente, entre los 33,07 y los 33,63 N; longitudinalmente, entre los 4,02 y los 5,35 W (Fig.151). Básicamente pues, restringida a la cordillera del Atlas,

aunque también presente en el Marruecos oriental (Tauzin, 1990). El mayor número de referencias se centra en el Medio Atlas.

Es el primer *Aphodiidae* en abundancia y biomasa, seguido por *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi*. Ambas especies comparten preferencias estacionales (otoño) y ambientales (bosques). Como también constatan Janati-Idrissi *et al.* (1999) en alguna estación del Medio Atlas.

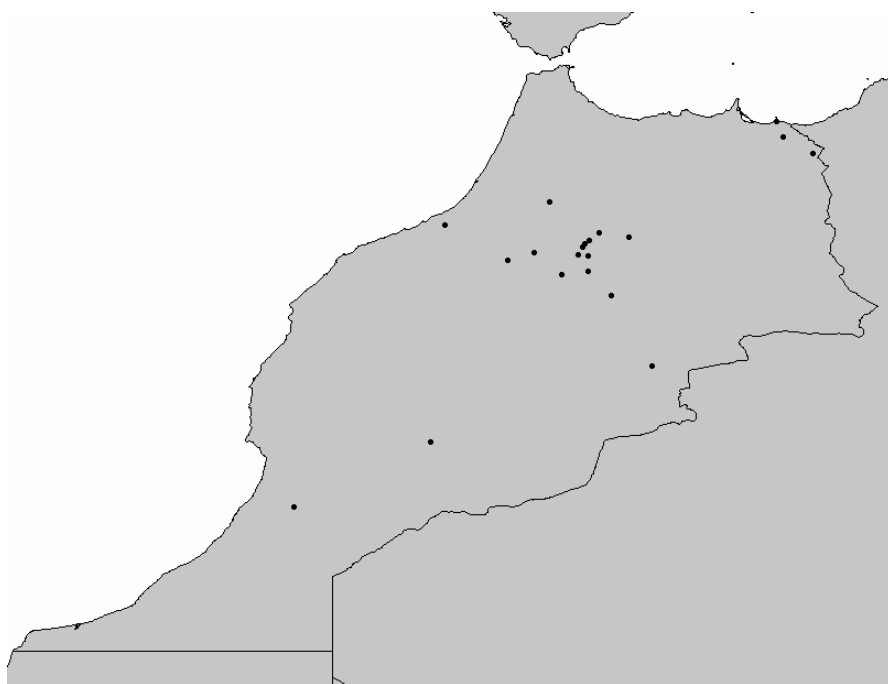


Fig. 151. Distribución de *Aphodius melanostictus* en Marruecos.

- **5.4.2.16.-** *Aphodius (Amidorus) moraguesi* Baraud, 1978: 4,78 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico endémico de Marruecos (Baraud, 1978). El mismo autor (1985) lo vuelve a citar del Medio Atlas, concretamente de Aïn Arbi, cerca de Timahdite, al sur de Ifran. Sin embargo, Hollande & Théron (1998), en su monografía sobre los Afodinos norteafricanos, aun citándolo no lo incluyen. Su corología es estrictamente magrebí (La Greca, 1964).

Únicamente lo colectamos en otoño y en hábitats abiertos (Figs.152 y 153). El material tipo (Baraud, 1978) fue capturado entre agosto y septiembre. Por lo que se refiere a su distribución altitudinal, puede considerarse una especie más frecuente en la

baja montaña (Fig.152), aunque alcanza la cota más elevada de las muestreadas. Así, un 97,589 % de los individuos (n = 2.530) fueron registrados a 1.560 metros (pastizal de AguelmaneAzigza). Baraud (1978) lo registra, en el Medio Atlas, entre los 2.000 y los 2.036 metros de altitud.

En peso seco, el conjunto de las colectas del muestreo (12,093 grs.), supone un 2,636 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,628 % del peso seco total.

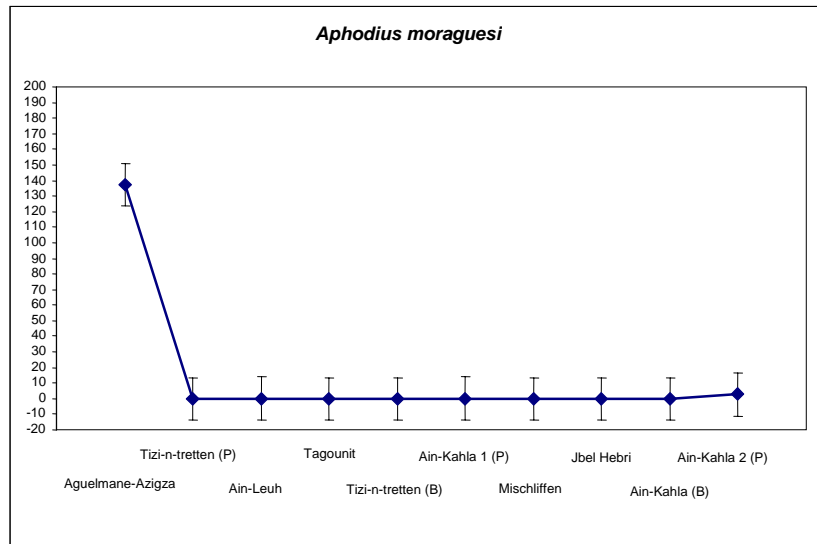


Fig. 152. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius moraguesi* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

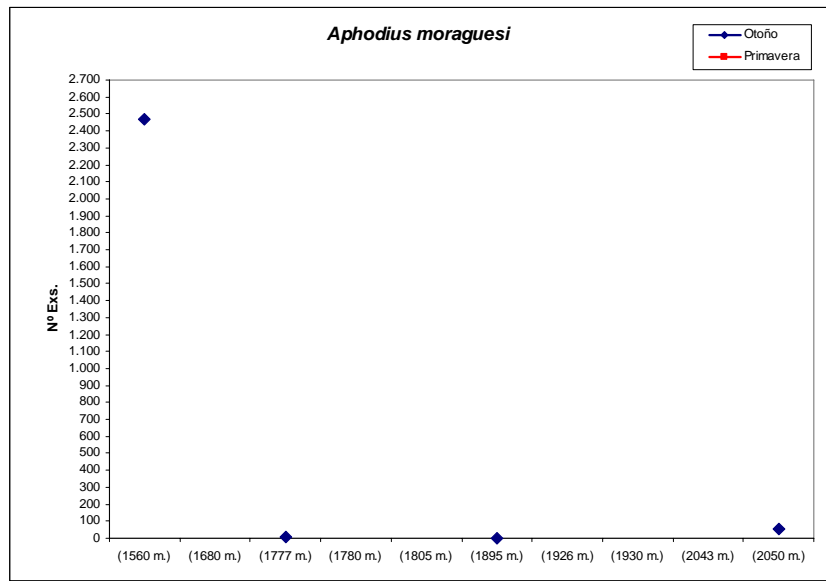


Fig. 153. Número de ejemplares de *Aphodius moraguesi* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a las escasísimas referencias recopiladas (tan sólo 8 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), su presencia en Marruecos resulta muy restringida. Se distribuiría, latitudinalmente, entre los 32,97 y los 33,83 N; longitudinalmente, entre los 5,06 y los 5,6 W (Fig.154). Es decir, su presencia se limitaría al Medio Atlas.

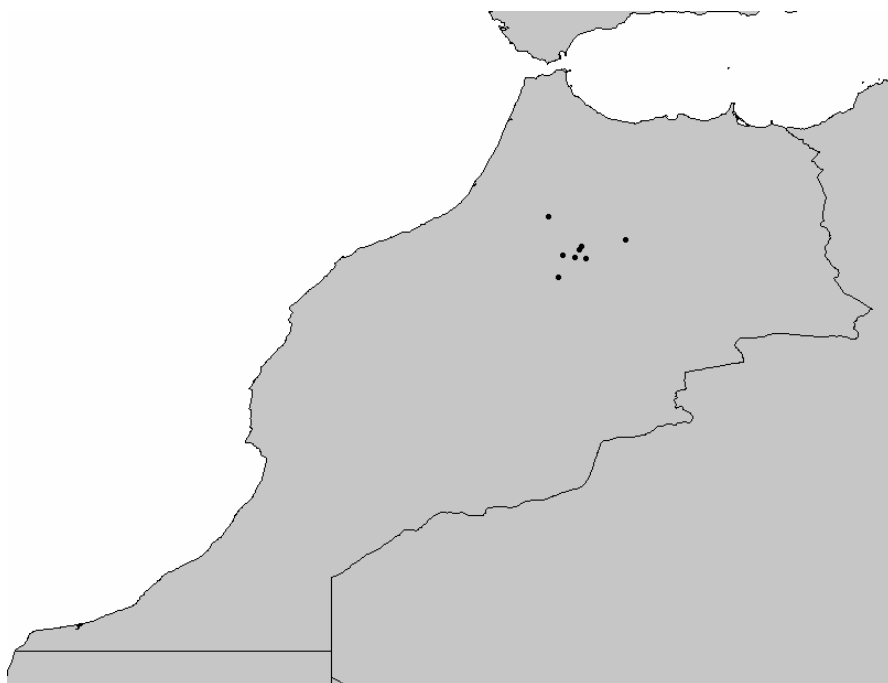


Fig. 154. *Distribución de Aphodius moraguesi en Marruecos.*

- **5.4.2.17.-** *Aphodius (Anomius) peyerimhoffi* Théry, 1925: 2,66 mgrs. de peso seco.

Otra especie de corología magrebí (La Greca, 1964). Si bien descrito de Marruecos (Baraud, 1985), según Hollande & Théron (1998) se extendería por el norte de África desde Marruecos hasta Libia.

Los únicos nueve ejemplares colectados lo han sido en octubre y en áreas de pastizal, concretamente a 1.680 metros de altitud (estación de Tizi-n-tretten): Figs.155 y 156. Parece tratarse de una especie poco frecuente, conforme a lo comentado por Dellacasa & Pittino (1985), quienes sólo colectaron dos ejemplares en el Medio Atlas, al sur de Azrou y a 1.300 metros.

En términos de biomasa, el conjunto de las colectas del muestreo (23,94 mgrs.), *Aphodius peyerimhoffi* supone un 0,005 % del total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total del peso seco (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,001 %.

Aún resultando escasos los registros (13 en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31 y los 34,56 N; longitudinalmente, entre los 4,5 y los 9,77 W (Fig.157). Es decir, desde el Rif (Souk-El-Arba), sin alcanzar la costa mediterránea, hasta el Medio Atlas y, desde este, hasta la costa atlántica (Essaouira).

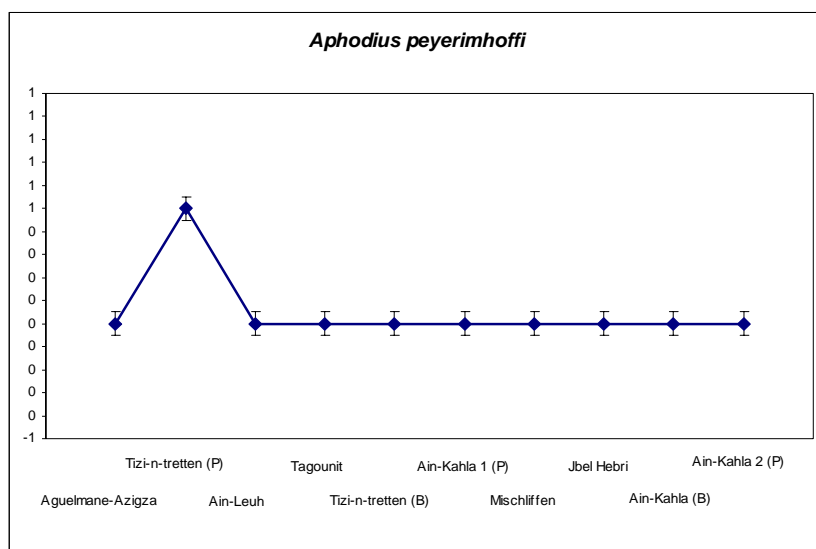


Fig. 155. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius peyerimhoffi* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

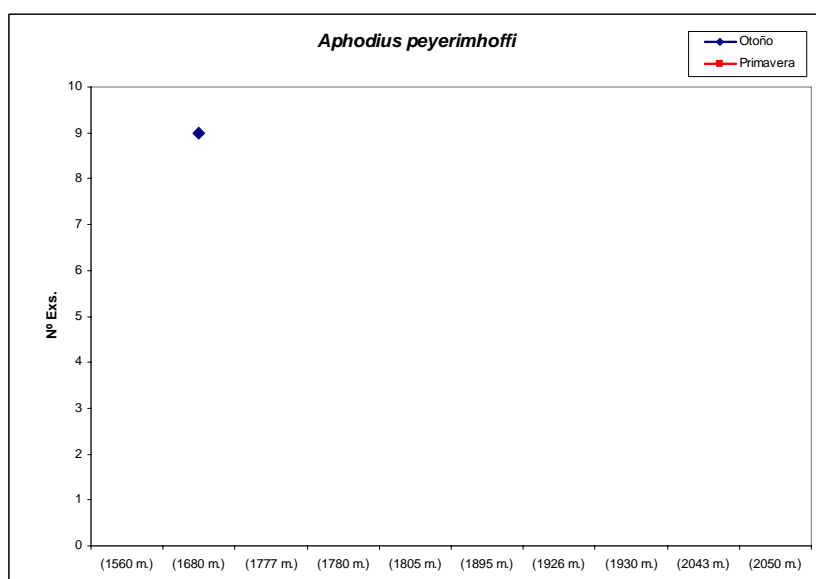


Fig. 156. Número de ejemplares de *Aphodius peyerimhoffi* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

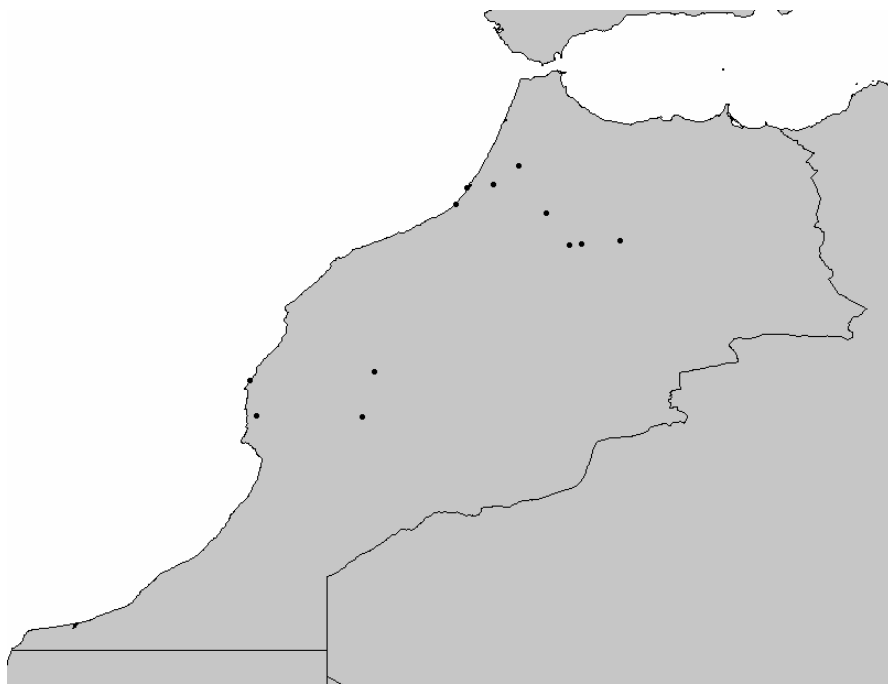


Fig. 157. Distribución de *Aphodius peyerimhoffi* en Marruecos.

- **5.4.2.18.-** *Aphodius (Eudolus) quadriguttatus* (Herbst, 1783): 4 mgrs. de peso seco.

Elemento euro-mediterráneo-turánico distribuido por toda la Europa central y meridional, incluidos los archipiélagos (Baleares, Sicilia), esporádico en el norte, Magreb (Argelia, Marruecos y Túnez), Siria, Irak, Caúcaso, Turquestán y Transcaspio (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1992; Hollande & Thérond, 1998). Común, tanto en Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Tausin, 1990) y el norte de África (Ruiz, 1995), como entre la fauna ibero-balear (Uhagón, 1879; Medina, 1895; de la Fuente, 1897, 1907, 1917 y 1926; Báguena, 1927 y 1967; Cobos, 1949; Torres-Sala, 1962; Salgado y Delgado, 1979; Benítez-Donoso y García-Parrón, 1985; Mesa, 1985; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ruano *et al.*, 1988; Blanco Villero, 1988, Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Galante y Stebnicka, 1993; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Sánchez Ruiz *et al.*, 1994; Hidalgo *et al.*, 1998a; Veiga, 1998; Cabrero-Sañudo, 2004; Hortal *et al.*, 2006).

Únicamente colectamos cuatro ejemplares en primavera y en zona de pastizal (estación de Aguelmane-Azigza: 1.560 metros de altitud): Figs. 158 y 159. En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) lo registró entre diciembre y mayo, con un máximo demo-

gráfico en primavera. Fenología coincidente con la datada por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España), por Dellacasa (1983) para Italia, por Paulian & Baraud (1982) para Francia y por varios autores para la Península Ibérica (Galante, 1983a; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ruano *et al.*, 1988; Delgado y Salgado, 1990; Veiga, 1998). Si bien pueden encontrarse individuos hasta noviembre, según Lumaret (1978), en nuestro muestreo de octubre no registramos la especie. Contrariamente, Mohammed (1995) lo captura exclusivamente en febrero y marzo, en la región de Ifran (Medio Atlas). En Fez-Saïs (Fatima, 1995) su fenología sería invierno-primaveral.

En cuanto al hábitat, Dellacasa (1983) también señala la preferencia por pastos abiertos; así como Kadiri (1989) en el Marruecos oriental. Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) lo encontraron tanto en medios abiertos como en cerrados. Por lo que se refiere a la Península Ibérica (Veiga, 1998), Francia (Paulian, 1959; Lumaret, 1978) y Bélgica (Janssens, 1960), muestra una marcada preferencia por hábitats expuestos.

Respecto a su distribución altitudinal en Marruecos, varios autores (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Hollande & Thérond, 1998) coinciden en señalar que no se presenta en altas cotas del Atlas. De hecho, Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo registran entre los 287 y los 1.664 metros en el Medio Atlas. En el Marruecos noroccidental sólo ha sido registrado entre los 58 y los 286 metros (Haloti *et al.*, 2006); a 110 metros en el oriental (Kadiri, 1989). En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1.500 metros. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría entre los 200 hasta los 1.200 metros (Mikšić, 1957; Lobo *et al.*, 2007b).

El conjunto de las colectas del muestreo (16 mgrs.), supone un 0,003 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,0008 % del peso seco total.

Según nuestra matriz de datos (23 registros en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,63 y los 35,91 N; longitudinalmente, entre los 1,91 y los 8 W (Fig.160). No se encuentra más al sur de la cordillera del Atlas.

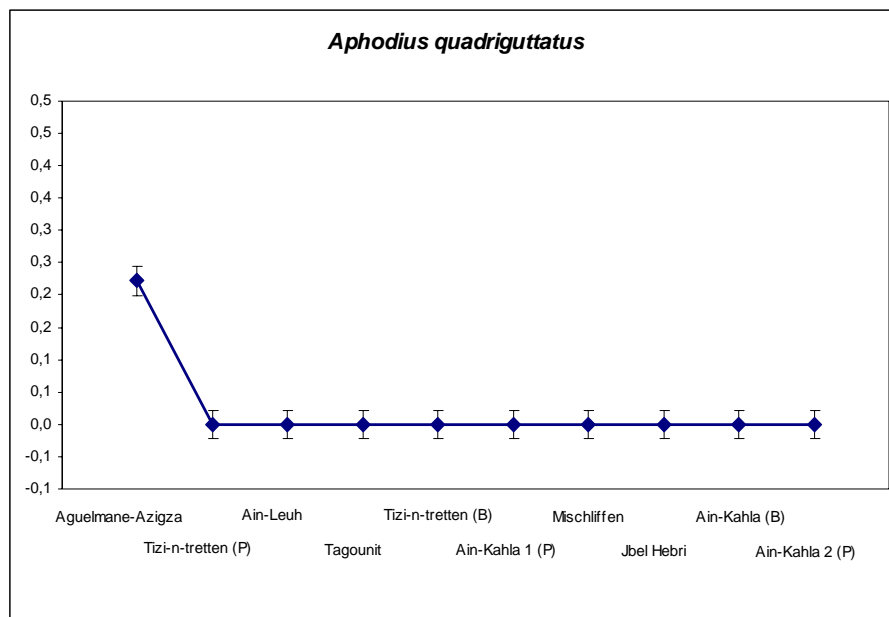


Fig. 158. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius quadriguttatus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

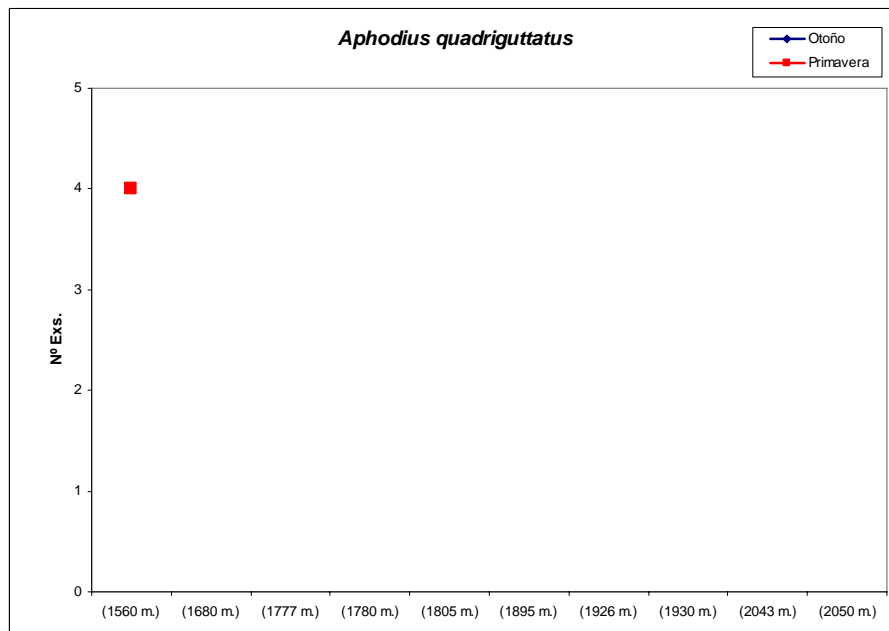


Fig. 159. Número de ejemplares de *Aphodius quadriguttatus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

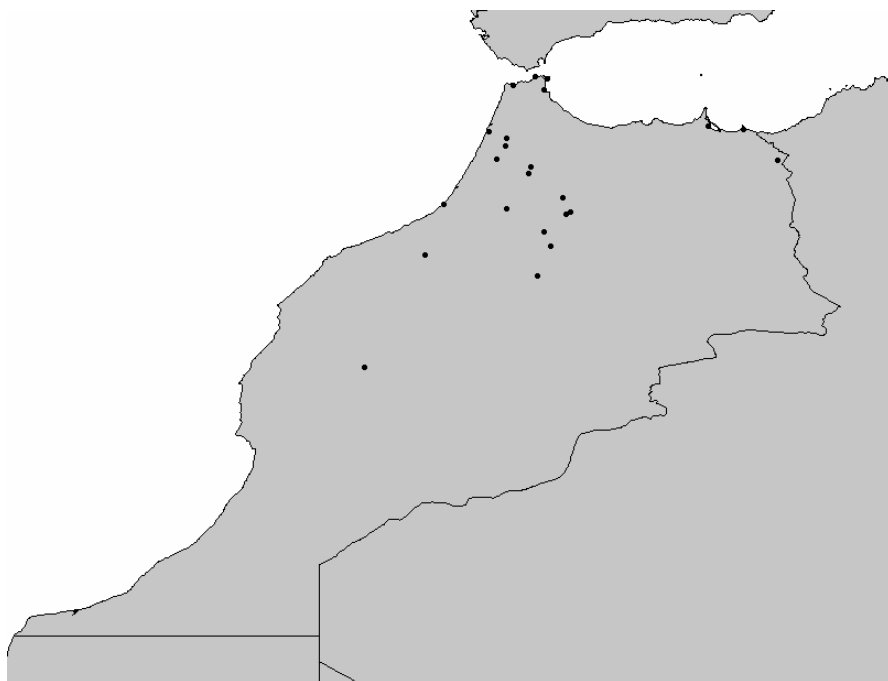


Fig. 160. Distribución de *Aphodius quadriguttatus* en Marruecos.

- **5.4.2.19.-** *Aphodius (Biralus) satellitius* (Herbst, 1789): 7 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico de distribución euroturánica (La Greca, 1964): Europa central y meridional, norte de África (Argelia, Marruecos y Túnez), Siria y Transcaucasia (Pierotti, 1977; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande & Thérond, 1998). En contra de lo opinado por Báguena (1967), en la Península Ibérica resulta una especie común (Medina, 1895; de la Fuente, 1926; Salgado y Delgado, 1979; Galante 1983a; Benítez-Donoso y García-Parrón, 1985; Mesa, 1985; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ávila y Pascual, 1987a y b; Martín-Olmos *et al.*, 1987; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Galante y Stebnicka, 1993; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Martín-Piera y Lobo, 1996; Lobo *et al.*, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998a; Lumbreras, 1998; Veiga, 1998; Cabrera-Sañudo y Zardoya, 2004; Hortal *et al.*, 2006). En Italia, sin embargo, no es tan frecuente (Dellacasa, 1983).

En nuestro muestreo en el Medio Atlas sólo registramos esta especie en mayo (Fig.162). Coincidiendo con el estudio de Mohammed (1995) en la región de Ifran (Medio Atlas), así como con los datos aportados por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En Francia (Paulian & Baraud, 1982), Italia (Dellacasa, 1983) y la Península

Ibérica su fenología es primavero-estival (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Veiga, 1998; Agoiz-Bustamante, 2008: *en prensa*).

Colectamos dos ejemplares en pastizal (66,667 %, n = 3) y uno sólo en bosque. Contrariamente a lo registrado por Janati-Idrissi *et al.* (1999), también en el Medio Atlas, quienes sólo lo colectaron en medios cerrados. Tanto Paulian & Baraud (1982) como Dellacasa (1983) la señalan de medios abiertos para, respectivamente, Francia e Italia. También en la Península Ibérica (Veiga, 1998) muestra una marcada preferencia por medios expuestos.

Altitudinalmente (Fig.161) lo registramos en tres estaciones, entre los 1.895 (pastizal de Ain-Kahla) y los 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla). Baraud (1985) señala su presencia hasta los 2.000 metros en el Medio Atlas y, en la misma zona, entre los 1.110 y 1.600 según Janati-Idrissi *et al.* (1999). Haloti *et al.* (2006) únicamente lo registran, en el Marruecos noroccidental, a 940 metros. En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se reparte desde zonas litorales hasta la cota de los 1.600, si bien raramente supera los 1.200 metros. En Francia, sin embargo, no está presente en montaña (Paulian & Baraud, 1982).

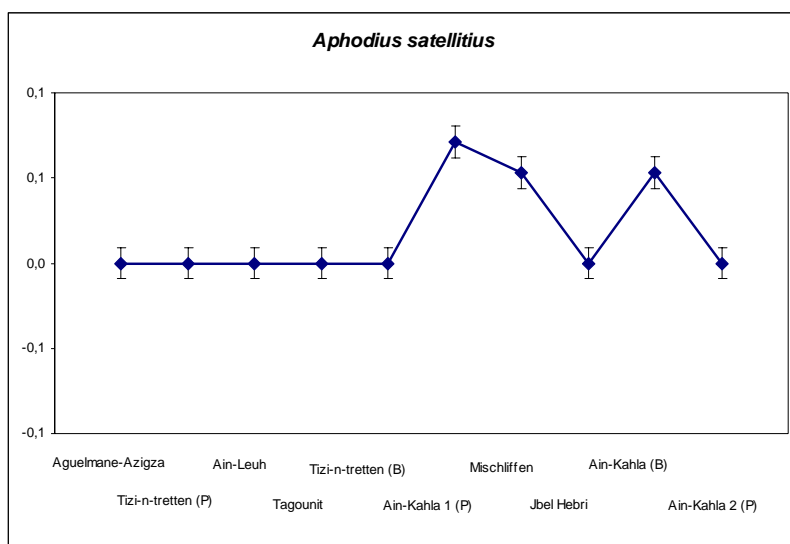


Fig. 161. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius satellitius* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Por lo que se refiere a su representatividad en biomasa, el peso seco de las colectas de esta especie (21 mgrs.) supone un 0,005 % del total de los endocópridos (458,768 grs.) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.),

entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), supone un 0,001 % del peso seco total.

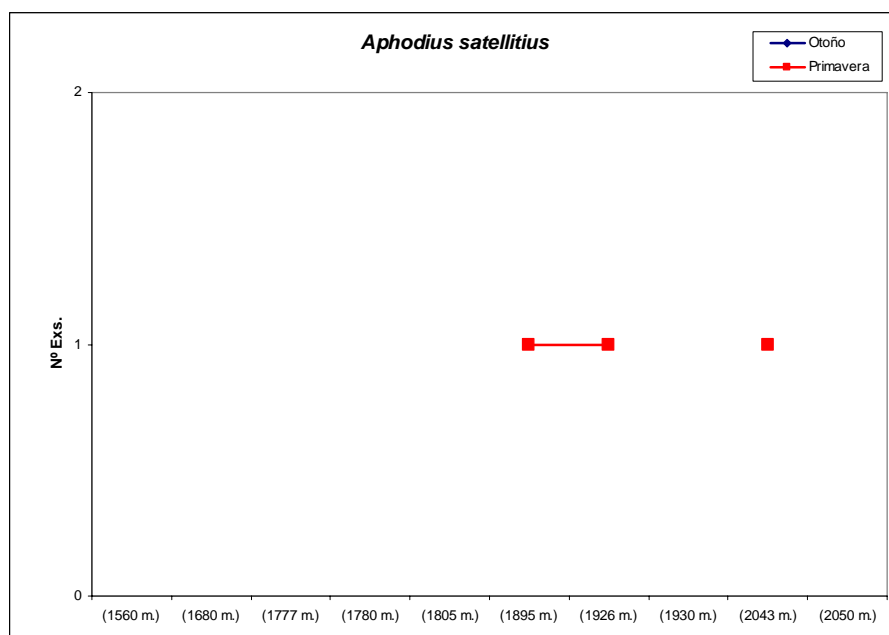


Fig. 162. Número de ejemplares de *Aphodius satellitius* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

En base a las referencias reunidas (15 localidades en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 32,97 y los 35 N; longitudinalmente entre los 4,5 y los 7,62 W (Fig.163). Es decir, entre el Rif y el Atlas, no alcanzando el litoral mediterráneo, aunque si el atlántico. Tauzin (1990) lo cita, concretamente, del Medio Atlas, donde, según nuestra recopilación de datos, parece ser más frecuente.

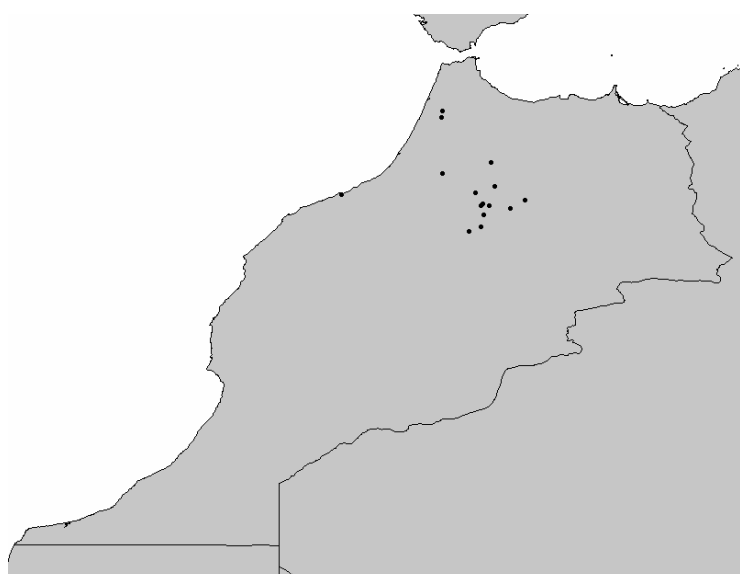


Fig. 163. Distribución de *Aphodius satellitius* en Marruecos.

- **5.4.2.10.-** *Aphodius (Eupleurus) subterraneus* (Linnaeus, 1758): 4 mgrs. de peso seco.

Ampliamente distribuido por la región holártica, se encuentra en toda Europa, norte de África (Argelia y Marruecos), Asia septentrional y central, alcanzando la Siberia occidental (Stebnicka, 1980; Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande & Thérond, 1998). En opinión de Báguena (1967) no es frecuente en la Península Ibérica. Valoración confirmada por Veiga (1998), autor que ubica esta especie en la meseta norte en base a las citas de varios autores, así como a la consulta de colecciones (Salgado y Delgado, 1979; Salgado, 1983). Especie introducida en Norteamérica (Veiga, 1998; Schoolmeesters, 2005).

Nuestros registros indican que su fenología es exclusivamente primaveral (Fig.165). En Francia (Paulian & Baraud, 1982) es primavero-estival o, únicamente, primaveral (Lumaret & Kirk, 1987). En Italia, según Dellacasa (1983), estivo-otoñal. Como indica Veiga (1998), se trata de una especie muy mal conocida en la Península Ibérica.

Lo hemos encontrado mayoritariamente en medios abiertos (79,661 %, n = 59), aunque también en cerrados (12 individuos). Paulian & Baraud (1982) remarcen esa preferencia por los pastizales. De hecho, Lumaret & Kirk (1987) lo detectan en garriga baja.

Respecto a su distribución altitudinal (Fig.164), colectamos *Aphodius subterraneus* entre los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) y los 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla). El máximo demográfico lo registramos en la cota de los 1.777 metros (pastizal de Ain-Leuh), con un 44,068 % de los efectivos (26 ejemplares). De hecho, Hollande & Thérond (1998) señalan que, en Marruecos, alcanzaría los 1.800 metros. En la Península Ibérica siempre se ha registrado en torno a la cota de los 1.000 metros (Veiga, 1998). En Italia, Dellacasa (1983) la indica de llanura y de colina. En los Ródopes búlgaros, se encontraría desde los 150 hasta los 250 metros (Zacharieva, 1965a; Lobo *et al.*, 2007b).

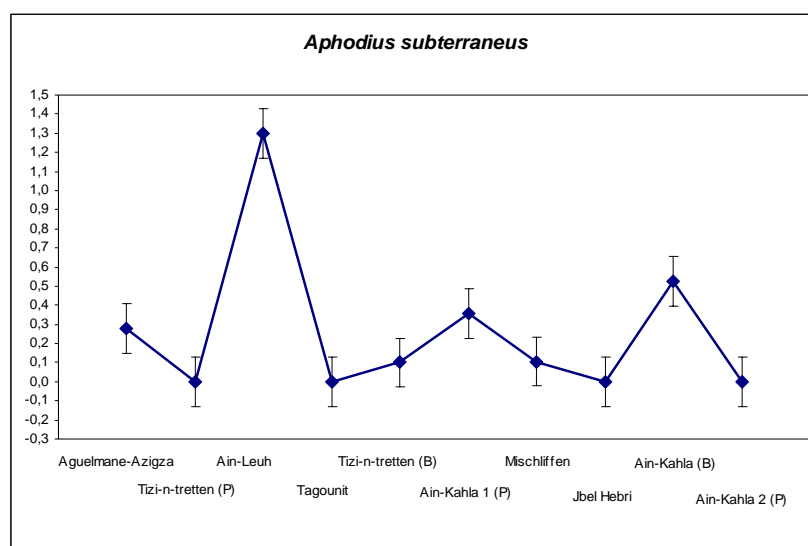


Fig. 164. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Aphodius subterraneus* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

El conjunto de las colectas del muestreo (236 mgrs.), supone un 0,051 % de la biomasa total de los endocópridos (458,768 gramos) (Tabla XX). Por lo que respecta al total de la biomasa (1.924,351 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos), un 0,012 % del peso seco total.

En base a los escasos registros (10 localidades referenciadas en Romero-Samper y Lobo: *en preparación*), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 30,37 y los 35,78 N; longitudinalmente entre los 3,97 y los 9,61 W (Fig.166). Sin alcanzar el litoral mediterráneo se extendería desde el extremo septentrional de Marruecos hasta la cordillera del Atlas, hacia el oeste alcanzaría, puntualmente, la costa atlántica (Agadir).

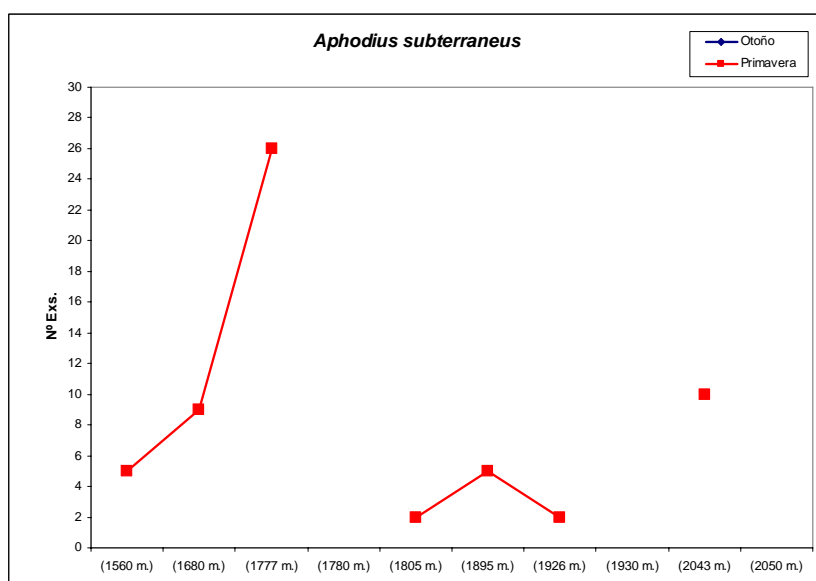


Fig. 165. Número de ejemplares de *Aphodius subterraneus* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

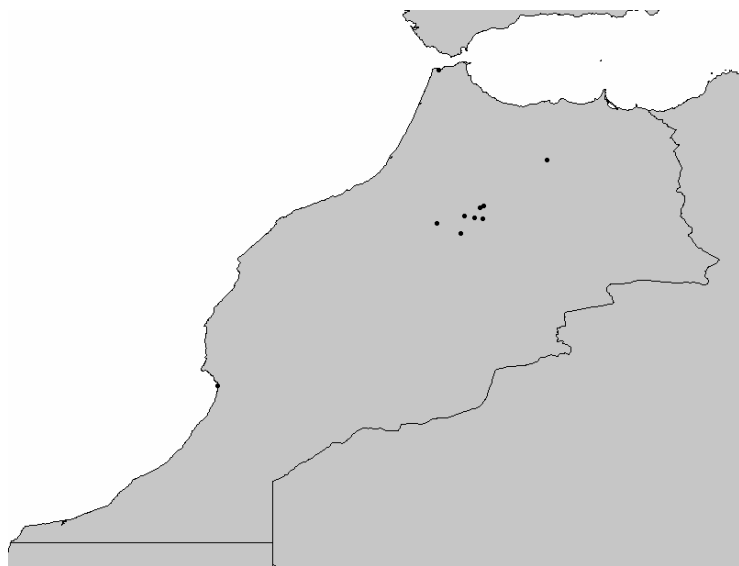


Fig. 166. Distribución de *Aphodius subterraneus* en Marruecos.

Especie	1.560	1.680	1.777	1.780	1.805	1.895	1.926	1.930	2.043	2.050
	P	P	P	B	B	P	P	P	B	P
<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>	69,6	75,4	319	140.209,20	377	5.614,40	957	1.734,20	28.872,40	191,4
<i>Aphodius barbarus</i>		20								
<i>Aphodius castaneus</i>	354	33	93			36	24	30		15
<i>Aphodius consputus</i>				315	225					25
<i>Aphodius elevatus</i>					30,96					54,18
<i>Aphodius erraticus</i>		7				21			14	
<i>Aphodius fimetarius</i>	3.380,00	2.210,00	870	1.050,00	1.510,00	6.350,00	960	700	780	3.700,00
<i>Aphodius ghardimaouensis</i>			42							
<i>Aphodius granarius</i>	146,88	8,16	44,88			32,64	24,48			4,08
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	3,25		3,25		3,25					
<i>Aphodius leucopterus</i>		40								
<i>Aphodius lividus</i>	3	24	12			3			3	
<i>Aphodius longispina</i>	300	60								
<i>Aphodius lugens</i>		6								
<i>Aphodius melanostictus</i>	31,5	45,5	752,5	210.416,50	199,5	9.404,50	1.172,50	1.106,00	20.930,00	329
<i>Aphodius moraguesi</i>	11.801,82		23,9			14,34				253,34
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>		23,94								
<i>Aphodius quadriguttatus</i>	16									
<i>Aphodius satellitus</i>						7	7		7	
<i>Aphodius subterraneus</i>	20		104		8	20	8		40	

Tabla XX. Biomاسas (en mgrs.) del total de efectivos, para las 20 especies de endocópridos registrados, según cotas altitudinales y tipo de hábitat (P: pastizal; B: bosque).

5.4.3.- Análisis por zonas

- **5.4.3.1.- Aguelmane-Azigza (pastizal): 1.560 metros.** Se trata de un pastizal, sobre suelos pedregosos, en la serie de regresión del cedral (*Cedrus atlantica*)-encinar (*Quercus ilex*).

En esta estación se han datado (Tabla XXI) once especies de *Aphodius* (un 55 % sobre el total de los endocópridos, $n = 20$), con un peso seco total de 16,126 gramos (3,515 % sobre la biomasa total de los endocópridos, $n = 458,768$ gramos). En cuanto a abundancia, es la cuarta zona en importancia, con 3.043 individuos.

Para el registro global (primavera y otoño), la tétrada dominante la constituyen, de mayor a menor biomasa:

- *Aphodius moraguesi* (2.469 ejemplares: 11,802 gramos). De fenología estrictamente otoñal (Fig.153). El máximo de los efectivos de esta especie se encuentran en esta cota, la más baja (Fig.152). El remanente en la más alta (pastizal de Ain-Kahla: 2.050 metros).
- *Aphodius fimetarius* (338 ejemplares: 3,38 gramos). Coincidiendo con su espectro fenológico general, ya comentado, para esta estación un 64,201 % de los efectivos ($n = 338$) se colectaron en octubre.
- *Aphodius castaneus* (118 ejemplares: 0,354 gramos). Se trata de otro elemento fundamentalmente otoñal, como verifican el 98,305 % (octubre) de las colectas en esta localidad.
- *Aphodius longispina* (50 ejemplares: 0,3 gramos). De fenología estrictamente primaveral, únicamente hemos registrado esta especie en esta cota (83,333 % sobre el total de colectas específicas, $n = 60$) y en la siguiente: ambas correspondientes a medios abiertos.

En fin, por lo que se refiere a la sucesión global dominante, se manifiesta una clara prevalencia de especies otoñales en términos de abundancia (2.802 ejemplares, un 92,08 % sobre el total para la zona) y biomasa (14,32 gramos, un 88,8 % sobre el total para la zona). Biogeográficamente predominan los elementos mediterráneos (Tabla XXII).

- **5.4.3.2.- Tizi-n-tretten (pastizal): 1.680 metros.** Corresponde a una zona de predesierto con atochares (atocha o esparto: *Stipa* sp.).

Se han registrado (Tabla XXI) doce especies de *Aphodius* (un 60 % sobre el total de los endocópridos, n = 20), siendo la zona con mayor riqueza en endocópridos. Sin embargo, es la estación con menor abundancia: tan sólo 302 ejemplares. Por lo que se refiere a la biomasa, el peso seco (2,553 gramos) apenas supone un 0,556 % del total del grupo (n = 458,768 gramos).

Para el registro global (primavera y otoño), la tétrada dominante la constituyen, de mayor a menor biomasa:

- *Aphodius fimetarius* (221 ejemplares: 2,21 gramos). Conforme a su fenología general (Fig.126), un 96,38 % de los efectivos (n = 221) fueron registrados en otoño.
- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (13 ejemplares: 75,4 mgrs.). Elemento exclusivamente otoñal, con una mínima representatividad en áreas abiertas como esta.
- *Aphodius longispina* (10 ejemplares: 60 mgrs.). Estrictamente primaveral, únicamente hemos registrado esta especie en esta cota (16,666 % sobre el total de colectas específicas, n = 60) y en la anterior: ambas correspondientes a zonas de pastizal.
- *Aphodius melanostictus* (13 ejemplares: 45,5 mgrs.). Elemento forestal, de fenología únicamente otoñal.

En esta sucesión global dominante, se manifiesta una clara prevalencia de especies otoñales en términos de abundancia (239 ejemplares, un 92,996 % sobre el total para la zona) y biomasa (2,251 gramos, un 94,144 % sobre el total para la zona). Predominan, biogeográficamente, elementos mediterráneos (Tabla XXII).

- **5.4.3.3.- Ain-Leuh (pastizal): 1.777 metros.** Pastizal situado en bosque de cedros plateados (*Cedrus atlantica*).

Esta estación es, por lo que concierne a los endocópridos, la tercera en riqueza, con diez especies de *Aphodius* colectadas (Tabla XXI), un 50 % sobre el total (n = 20). La misma riqueza que la registrada en el pastizal de Ain-Kahla (1.895 metros), si bien los índices de abundancia y biomasa son muy superiores en aquella cota superior.

En el cómputo global de primavera y otoño, la sucesión global dominante quedaría constituida, en orden de mayor a menor biomasa, como sigue:

- *Aphodius fimetarius* (87 ejemplares: 0,87 gramos). Coincidiendo con su espectro fenológico general, ya comentado, para esta estación un 89,655 % de los efectivos (n = 87) se colectaron en octubre.
- *Aphodius melanostictus* (215 ejemplares: 0,753 gramos). De fenología estrictamente otoñal y marcada preferencia por medios cerrados, al igual que la siguiente especie.
- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (55 ejemplares: 0,319 gramos).
- *Aphodius subterraneus* (26 ejemplares: 0,104 gramos). Elemento exclusivamente primaveral, los ejemplares colectados en esta localidad suponen un 44,068 % sobre el total de efectivos de esta especie en la comunidad coprófaga estudiada (n = 59).

Sucesión en la que predominan elementos otoñales, tanto en abundancia (348 individuos, un 90,862 % sobre el total para la zona) como en biomasa (1,852 gramos, un 90,516 % sobre el total para la zona). Biogeográficamente, predominan los elementos holárticos (Tabla XXII).

- **5.4.3.4.- Tagounit (bosque): 1.780 metros.** Zona de transición boscosa, correspondiente al límite entre el cedral y el encinar.

Tan sólo se han encontrado (Tabla XXI) cuatro especies de *Aphodius*. A pesar de ser, junto con la estación de Jbel Hebri (1.930 metros), la zona con menor riqueza, es la primera en cuanto a abundancia (84.461 ejemplares) y a biomasa (351,991 gramos): un 79,808 y un 76,725 % sobre los respectivos totales (105.830 individuos y 458,768 gramos).

En el cómputo global (primavera y otoño), la sucesión global dominante queda conformada, en orden de mayor a menor biomasa, por la siguiente triada:

- *Aphodius melanostictus* (60.119 ejemplares: 210,417 gramos). Especie de fenología exclusivamente otoñal y con una marcada preferencia por los medios cerrados. Es en esta estación donde se encuentran la mayoría de los efectivos de este elemento, un 86,1 % sobre el total ($n = 69.825$).
- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (24.174 ejemplares: 140,209 gramos). Como el anterior, se trata de un elemento otoñal y predominantemente forestal. Asimismo, es en esta cota donde se ha registrado el grueso de los individuos de esta especie, un 78,584 % sobre el total ($n = 30.762$).
- *Aphodius fimetarius* (105 ejemplares: 1,05 gramos). El 64,762 % de los efectivos colectados en esta zona ($n = 105$) lo fueron en primavera.

Sucesión predominantemente otoñal, tanto en abundancia (84.330 ejemplares, un 99,845 % sobre el total para la zona) como en biomasa (350,996 gramos, un 99,717 % sobre el total para la zona). Biogeográficamente no predomina elemento alguno (Tabla XXII).

- **5.4.3.5.- Tizi-n-tretten (bosque): 1.805 metros.** Bosque de cedros (*Cedrus atlantica*) y encinas (*Quercus ilex*).

En esta estación se han colectado (Tabla XXI) siete especies de endocópridos (un 35 % sobre el total de los *Aphodius*, $n = 20$). Se trata de la penúltima estación en lo referido a abundancia, con sólo 325 ejemplares colectados (un 0,307 % sobre el total, $n = 105.830$). Y la penúltima también en cuanto a representatividad en peso seco, apenas 2,265 gramos (un 0,494 % sobre la biomasa total de los endocópridos, $n = 458,768$ gramos).

Para el registro global (primavera y verano), en orden de mayor a menor biomasa, puede establecerse la siguiente tétrada dominante:

- *Aphodius fimetarius* (151 ejemplares: 1,51 gramos). La mayoría de las colectas corresponden al muestreo de primavera (140 individuos, un 92,715 % sobre el total).
- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (65 ejemplares: 377 mgrs.). Exclusivamente otoñal.
- *Aphodius consputus* (45 ejemplares: 225 mgrs.). Elemento estrictamente primaveral, con una marcada preferencia por los medios cerrados. El total de los efectivos de esta especie se reparte en tres estaciones: la anterior (Tagounit: con un 55,752 % sobre el total para esta especie, n = 113), donde no forma parte de la sucesión dominante; esta (39,823 %); y el pastizal de Ain-Kahla a 2.050 metros (4,425 %).
- *Aphodius melanostictus* (57 ejemplares: 199,5 mgrs.). Exclusivamente otoñal.

Dominan, en esta sucesión, los elementos primaverales, tanto en abundancia (185 ejemplares) como en peso seco (1,625 gramos). Para los totales de la zona, respectivamente: 56,923 % (n = 325 individuos), 69,04 % (n = 2,354 gramos). Por lo que respecta a la biogeografía, predominan los elementos paleártico-occidentales (tabla XXII).

- **5.4.3.6.- Ain-Kahla (pastizal): 1.895 metros.** Pastizal situado en el dominio del cedral.

Es la tercera estación en cuanto a riqueza específica (Tabla XXI), junto con la de Ain-Leuh (1.777 metros): con diez especies de *Aphodius* (un 50 %, n = 20). Es, además, la tercera localidad en lo referido a abundancia con 4.323 ejemplares (4,085 %, n = 105.830), así como a biomasa con 21,503 gramos (4,687 %, n = 458,768 grs.).

Para el registro global (primavera y otoño), la triada dominante queda constituida, de mayor a menor biomasa, como sigue:

- *Aphodius melanostictus* (2.687 ejemplares: 9,405 gramos). Elemento de fenología estrictamente otoñal.
- *Aphodius fimetarius* (635 ejemplares: 6,35 gramos). Un 69,764 % de los efectivos (443 individuos) corresponden al muestreo de octubre.

- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (968 ejemplares: 5,614 gramos). Elemento de fenología estrictamente otoñal.

En la sucesión global dominante, se manifiesta una clara prevalencia de especies otoñales en términos de abundancia (4.098 ejemplares, un 94,795 % sobre el total para la zona) y biomasa (15,462 gramos, un 71,906 % sobre el total para la zona). Biogeográficamente no predomina elemento alguno (Tabla XXII).

- **5.4.3.7.- Mischliffen (pastizal): 1.926 metros.** Pastizal situado en bosque de cedros.

En esta zona se registraron (Tabla XXI) siete especies de *Aphodius* (un 35 % sobre el total de los endocópidos, n = 20). No es una estación muy representativa, por lo que se refiere al grupo, ni en abundancia (613 ejemplares: un 0,579 % sobre el total) ni en peso seco (3,153 gramos: un 0,687 % sobre el total). En cuanto a la sucesión dominante, la triada queda, nuevamente, constituida por las tres especies más comunes:

- *Aphodius melanostictus* (335 ejemplares: 1,173 gramos). Exclusivamente otoñal.
- *Aphodius fimetarius* (96 ejemplares: 960 mgrs.). Un 62,5 % de los ejemplares colectados en esta cota lo fueron durante el muestreo de mayo.
- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (165 ejemplares: 957 mgrs.). Exclusivamente otoñal.

En suma, volvemos a encontrarnos con una sucesión dominante eminentemente otoñal, tanto en abundancia (536 ejemplares sobre un total de 613 para la zona: un 87,439 %) como en biomasa (2,489 gramos sobre un total de 3,153: un 78,957 %). Cabe reseñar, en términos de rareza, la presencia de *Aphodius satellitius* en esta localidad, tan sólo registrado en la anterior estación (pastizal de Ain-Kahla) y en el bosque de Ain-Kahla (2.043 metros). Biogeográficamente no predomina elemento alguno (Tabla XXII).

- **5.4.3.8.- Jbel Hebri (pastizal): 1.930 metros.** Hábitat abierto y arbustivo, caracterizado por la presencia de cambrón (*Adenocarpus* sp.).

Junto con el bosque de Tagounit (1.780 metros), es la localidad de menor riqueza (Tabla XXI), con sólo cuatro especies de *Aphodius* registradas. En términos de abundancia y biomasa se aproxima bastante a la anterior (pastizal de Mischliffen): 695 ejemplares y 3,57 gramos.

Para el global de los registros (primavera y otoño), la triada dominante quedaría constituida como sigue:

- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (299 ejemplares: 1,734 gramos). De fenología estrictamente otoñal.
- *Aphodius melanostictus* (316 ejemplares: 1,106 gramos). Idéntica fenología a la anterior especie citada.
- *Aphodius fimetarius* (70 ejemplares: 700 mgrs.). En esta cota, la mayoría de los individuos fueron registrados en el muestreo de otoño: 54 ejemplares (77,143 %).

La sucesión global dominante es claramente otoñal. En abundancia, los ejemplares otoñales de la citada triada (669) suponen un 96,259 % sobre el total de endocópidos para la zona (n = 695). En peso seco, los registros otoñales de dicha sucesión (3,38 gramos) representan un 94,678 % de la biomasa afodina para la zona (3,57 grs.). Bio-geográficamente no predomina elemento alguno (Tabla XXI).

- **5.4.3.9.- Ain-Kahla (bosque): 2.043 metros.** Bosque de cedros.

Es la segunda estación en cuanto a abundancia (11.050 ejemplares, un 10,442 % sobre el total de los endocópidos: n = 105.830) y a biomasa (50,646 gramos, un 11,039 % sobre el total del peso seco afodino: 458,768). Sin embargo, la representatividad en número de especies no resulta llamativa, con tan sólo siete especies (35 % de la riqueza registrada, n = 20).

Para el registro global (primavera y verano), en orden de mayor a menor biomasa, puede establecerse la siguiente triada dominante (Tabla XXI):

- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (4.978 ejemplares: 28,872 gramos). Como la siguiente, se trata de una especie estrictamente otoñal. Es esta localidad la segunda en representación de esta especie, después del cidral de Tagounit (1.780 metros).
- *Aphodius melanostictus* (5.980 ejemplares: 20,93 gramos). Como para la anterior especie, es esta localidad la segunda en representación de este elemento, después de Tagounit, otra estación forestal.
- *Aphodius fimetarius* (78 ejemplares: 780 mgrs.). La totalidad de los individuos colectados lo fueron en el muestreo de primavera.

Es manifiesta, en la sucesión dominante, una prevalencia de elementos otoñales. En abundancia: 10.958 ejemplares, un 99,167 % sobre el total para la zona (n = 11.050). Y en biomasa: 49,802 gramos, un 98,334 % sobre el total para la zona (n = 50,646). Fuera de esta sucesión, encontramos en esta estación dos especies raras por su escasez: *Aphodius erraticus*, presente además en los pastizales de Tizi-n-tretten (1.680 metros) y Ain-Kahla (1.895); *A. satelliti*, también localizado en los pastizales de Ain-Kahla (1.895) y Mischliffen (1.926). Biogeográficamente no predomina elemento alguno (Tabla XXII).

- **5.4.3.10.- Ain-Kahla (pastizal): 2.050 metros.** Pastizal montano en cedral.

En esta estación registramos ocho especies de *Aphodius* (Tabla XXI). Una abundancia de 568 ejemplares, que viene a representar un 0,537 % sobre el total de endocópidos registrados (n = 105.830). Y un peso seco de 4,572 gramos: un 0,997 % sobre la biomasa total afodina (n = 458,768).

La siguiente tétrada, para el muestreo global (primavera y otoño), constituiría la sucesión dominante:

- *Aphodius fimetarius* (370 ejemplares: 3,7 gramos). Después del pastizal de Ain-Kahla (1.895 metros), es en este medio abierto donde más abundante resulta la especie. Un 87,568 % de los efectivos recolectados (324 sobre el total para la zona) lo fueron en primavera.

- *Aphodius melanostictus* (94 ejemplares: 329 mgrs.). Especie exclusivamente otoñal, como las siguientes.
- *Aphodius moraguesi* (53 ejemplares: 253,34 mgrs.).
- *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi* (33 ejemplares: 191,4 mgrs.).

	RIQUEZA Nº especies	ABUNDANCIA Nº ejemplares	BIOMASA (gramos)	Sucesión global (primavera y otoño) Dominante
Aguelmane-Azigza (P) 1.560 m.	11	3.043	16,126	<i>Aphodius moraguesi</i> <i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius castaneus</i> <i>Aphodius longispina</i>
Tizi-n-tretten (P) 1.680 m.	12	302	2,553	<i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> <i>Aphodius longispina</i> <i>Aphodius melanostictus</i>
Ain-Leuh (P) 1.777 m.	10	441	2,265	<i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> <i>Aphodius subterraneus</i>
Tagounit (B) 1.780 m.	4	84.461	351,991	<i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> <i>Aphodius fimetarius</i>
Tizi-n-tretten (B) 1.805 m.	7	325	2,354	<i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> <i>Aphodius consputus</i> <i>Aphodius melanostictus</i>
Ain-Kahla (P) 1.895 m.	10	4.323	21,503	<i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>
Mischliffen (P) 1.926 m.	7	613	3,153	<i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>
Jbel Hebri (P) 1.930 m.	4	695	3,570	<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> <i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius fimetarius</i>
Ain-Kahla (B) 2.043 m.	7	11.050	50,646	<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i> <i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius fimetarius</i>
Ain-Kahla (P) 2.050 m.	8	568	4,572	<i>Aphodius fimetarius</i> <i>Aphodius melanostictus</i> <i>Aphodius moraguesi</i> <i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>

Tabla XXI. Riqueza específica, abundancias y biomasa (en grs.) del total de efectivos endocópridos, para las 10 localidades muestreadas, según cotas altitudinales y tipo de hábitat (P: pastizal; B: bosque). Se indican, asimismo, las sucesiones dominantes.

En esta sucesión global dominante predominan los elementos primaverales. En abundancia, con 324 ejemplares: un 57,042 % sobre el total de endocópidos registrados en la zona (n = 568). Y en peso seco, con 3,24 gramos, un 70,867 % sobre la biomasa total de los Afodinos en la zona (n = 4,572). Es la única estación, junto con el bosque de Tizi-n-tretten (1.805 metros), donde la sucesión es dominada por especies de fenología primaveral. Biogeográficamente no predomina elemento alguno (Tabla XXII).

5.4.4.- Análisis biogeográfico

Para conocer la caracterización biogeográfica de los *Aphodiinae* registrados en nuestro muestreo en el Medio Atlas, hemos recurrido a las clasificaciones propuestas por La Greca (1964) y Galante y Stebnicka (1993), con algunas modificaciones. En el análisis biogeográfico de los Afodinos, estas clasificaciones han sido empleadas en varios estudios (Kadiri, 1989; Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Ruiz, 1995; Veiga, 1998; Janati-Idrissi, 2000). Los autores anteriormente citados establecen una serie de categorías biogeográficas, entre las que citamos aquellas en las que se encuadran los endocópidos recolectados en el presente estudio:

- Cosmopolitas: especies de repartición mundial.
- Holárticas: especies distribuidas por la mayor parte de la región paleártica y América del Norte.
- Mediterráneas: especies distribuidas en torno a la cuenca mediterránea.
- Paleártico-occidentales: especies que se distribuyen por Europa, norte de África, centro de Asia y región occidental de Siberia.
- Pontomediterráneas: especies distribuidas por las cuencas del Mar Negro y del Mar Mediterráneo.
- Íbero-norteafricanas: especies distribuidas por la Península Ibérica y una franja reducida en el norte de África (de Marruecos a Túnez).
- Magrebíes: especies distribuidas exclusivamente por el norte de África (de Marruecos a Libia).

Las especies de Afodinos colectadas en el presente estudio se engloban pues en estas siete categorías citadas (Tabla XXII). En riqueza específica dominan, por igual,

los elementos pontomediterráneos, los mediterráneos y los holárticos; es decir, especies con una distribución circunmediterránea o muy amplia. Por el contrario, son muy escasos los endemismos (magrebíes) y elementos de corología muy relictos (íbero-norteafricanos).

Por lo que se refiere a la abundancia total, son los elementos paleártico-occidentales los dominantes, seguidos por los pontomediterráneos, los magrebíes y los holárticos. Esta sucesión es prácticamente la misma si se considera el peso seco total, con la salvedad de que los dos últimos elementos se alternan.

Considerando los datos expuestos, pueden concretarse algunas reflexiones sobre la fauna de *Aphodiinae* registrada en este estudio:

1. Sólo un 10 % de las especies endocópidas colectadas (dos sobre $n = 20$) son elementos magrebíes, una de ellas endémica de Marruecos (*Aphodius moraguesi*) y la otra distribuida por todo el Magreb hasta Libia (*A. peyerimhoffi*). Lo que viene a confirmar el dominio de los Escarabeidos telecópidos y paracópidos en las regiones meridionales, en detrimento de los *Aphodiinae* endocópidos, más propios de las regiones templadas septentrionales (Hanski, 1991a).
2. Un 5 % de los Afodinos registrados en el Medio Atlas (uno sobre $n = 20$) es íbero-norteafricano (*Aphodius barbarus*). Esta especie coloniza España, Marruecos, Argelia y Túnez, pues las citas de Sicilia han sido cuestionadas (Dellacasa, 1983). Este bajo número no está muy lejos del de elementos íbero-norteafricanos registrados por Veiga (1998) en la Península Ibérica (un 9,43 %, 10 especies sobre $n = 106$). Si bien ha debido existir un intercambio faunístico entre la Península Ibérica y el norte de África, consecuencia de la conexión entre ambos territorios (hasta el Jurásico: hace $180 - 159 \times 10^6$ años), resulta evidente la reducida representatividad de elementos endémicos Afodinos en el norte de África.
3. Los elementos circunscritos, en sentido amplio, a la cuenca mediterránea (pontomediterráneos y mediterráneos estrictos) suponen un 40 % (ocho especies sobre $n = 20$: *Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi*, *A. castaneus*, *A. elevatus*, *A. leucopterus*, *A. longispina*, *A. lugens* y *A. quadriguttatus*), siendo el segundo grupo en

abundancia y biomasa. Dato que denota la estrecha relación existente entre las faunas de ambos continentes y riberas. En la región pónica, en torno al Mar Negro, Turquía representa una cerrada conexión entre Asia Menor y Europa. Por lo que se refiere al Mediterráneo y al Tirreno, resulta significativo que siete de los ocho elementos referidos (exceptuando *Aphodius satellitius*) se encuentren en alguno de sus archipiélagos: Baleares, Córcega y Cerdeña, Sicilia. Lamentablemente no se disponen de datos sobre las faunas insulares del Jónico y el Egeo, que cerrasen así el análisis faunístico de este ámbito pónico-mediterráneo. Las referidas islas podrían haber actuado a modo de similares refugios o “nunataks” (Hewitt, 1989) insulares durante la separación de Laurasia y Gondwana, en el Jurásico Medio (180- 159 x 10⁶ años); a la vez que como núcleos de intercambio faunístico durante las glaciaciones terciarias (5 x 10⁴) y el Pleistoceno (7 x 10⁵ – 10⁴ años).

4. El componente paleártico-occidental, aun estando solamente representado por tres especies (15 % sobre n = 20), es el grupo principal en cuanto a efectivos recolectados y peso seco. De lo que se infiere un notable éxito colonizador en el establecimiento de estos tres elementos en la Cordillera del Atlas. Si bien, como más arriba mencionábamos, cabe señalar que el mayor aporte en abundancia y biomasa lo reporta una sola especie, *Aphodius (Chilothorax) melanostictus*, cuyas larvas pueden regirse por hábitos sabulícolas y dietas saprófagas. Hecho este que haría de la citada especie, junto con *A. (Nimbus) affinis* ssp. *dorbingnyi* (véase también: White, 1960), elementos extremadamente generalistas y competitivos. Dos subgéneros de procedencia septentrional (Veiga, 1998).
5. Finalmente, nos encontramos con seis especies de distribución muy amplia (30 % sobre n = 20): elementos holárticos (*Aphodius erraticus*, *A. fimetarius*, *A. haemorrhoidalis* y *A. subterraneus*) y cosmopolitas (*A. granarius* y *A. lividus*). Su abundancia y biomasa conjunta los sitúa, respectivamente, como cuarto y tercer grupo en relevancia.

Si bien en nuestro muestreo hemos registrado veinte especies de endocópidos pertenecientes al género *Aphodius* (Tabla XIX), en otros tres estudios realizados en el Medio Atlas (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999) se reseñan

otras once (Tabla XXIII): *A. (Nobius) bonnairei* (elemento mediterráneo), *A. (Plagiogonus) esymoides* (magrebí), *A. (Chilothorax) lineolatus* (pontomediterráneo), *A. (Calamosternus) mayeri* (mediterráneo), *A. (Ammonoecius) numidicus* (magrebí), *A. (Agrilinus) scybalarius* (eurosiberiano), *A. (Nialosternus) sitiphoides* (magrebí), *A. (Mecynodes) striatulus* (mediterráneo), *A. (Euorodalus) tersus* (mediterráneo), *A. (Melinopterus) villarreali* (íbero-norteafricano) y *A. (Subrinus) vitellinus* (mediterráneo).

Elementos biogeográficos	Especies	Abundancia	Biomasa total (mgrs.)	Total abundancia/ categoría biogeográfica	Total biomasa/ categoría biogeográfica (grs.)
Pontomediterráneos	<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>	30.762	178.419,60	30.770	178,46
	<i>Aphodius lugens</i>	1	6,00		
	<i>Aphodius quadriguttatus</i>	4	16,00		
	<i>Aphodius satellitius</i>	3	21,00		
Íbero-norteafricanos	<i>Aphodius barbarus</i>	5	20,00	5	0,02
Mediterráneos	<i>Aphodius castaneus</i>	195	585,00	274	1,07
	<i>Aphodius elevatus</i>	11	85,14		
	<i>Aphodius leucopterus</i>	8	40,00		
	<i>Aphodius longispina</i>	60	360,00		
Paleártico-occidentales	<i>Aphodius consputus</i>	113	565,00	68.944	2.444,99
	<i>Aphodius ghardimaouensis</i>	6	42,00		
	<i>Aphodius melanostictus</i>	68.825	2.444.387,50		
Holárticos	<i>Aphodius erraticus</i>	6	42,00	2.219	21,80
	<i>Aphodius fimetarius</i>	2.151	21.510,00		
	<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	3	9,75		
	<i>Aphodius subterraneus</i>	59	236,00		
Cosmopolitas	<i>Aphodius granarius</i>	66	269,28	81	0,31
	<i>Aphodius lividus</i>	15	45,00		
Magrebíes	<i>Aphodius moraguesi</i>	2.530	12.093,40	2.539	12,12
	<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	9	23,94		

Tabla XXII. Elementos biogeográficos entre los que se reparten los Aphodiinae registrados en el muestreo al que se refiere el presente estudio. Se indican, asimismo, las abundancias y biomasa.

En el análisis biogeográfico, sobre estas once especies adicionales, estos datos ponen de relieve la siguiente sucesión: 54,54 % de elementos mediterráneos, 27,27 % de magrebíes, 9,09 % de íbero-norteafricanos y 9,09 % de eurosiberianos. Un reparto muy similar al de las veinte especies registradas en nuestro muestreo.

En concordancia con los datos obtenidos en nuestro muestreo, los de estos tres autores vienen a demostrar que la Cordillera del Atlas representa un excelente refugio faunístico, tanto para especies endémicas, como para aquellas íbero-norteafricanas, mediterráneas, exclusivamente europeas o cosmopolitas.

Como conclusión final, debemos señalar que la Cordillera del Atlas, por su privilegiada situación en el contexto biogeográfico paleártico, posibilita la existencia de una notable riqueza de *Aphodius* (Tabla XXIII): entre el 23,81 (20 especies) y el 36,91 % (31 especies, sobre n = 84) de la fauna marroquí. Por lo que se refiere a la generalidad de Marruecos, el número total de especies no alcanza el de otros países de la ribera mediterránea (Tabla XXIII).

Finalizando el Terciario comenzaron a sucederse una serie de glaciaciones (la última, Würm, tan sólo hace unos 18.000 años), un clima frío y seco se extendió por la mitad septentrional de la región holártica. A la par, se producían innumerables uniones entre la Península Ibérica y el norte de África, o entre las islas mediterráneas y el continente europeo (Tellería, 1991). Al igual que ocurrió con los vertebrados, algunas especies de *Aphodius* podrían haberse retirado hacia el sur al avanzar las glaciaciones. Con la retirada de los hielos, estos Afodinos habrían quedado aislados en sistemas montañosos que, como el Medio Atlas, mantuvieran unas condiciones ambientales similares a las de sectores geográficos más norteños, en los conocidos como “refugios pleistocenos” (Mayr & O’Hara, 1986); presentando así una distribución borealpina: sus principales poblaciones se situarían en latitudes más septentrionales, en tanto en otras más meridionales quedarían relegadas unos efectivos menores. Recordemos que el registro fósil de los *Aphodiidae* se remonta, cuando menos, al Mioceno superior (hace seis millones de años).

Área geográfica	Nº de especies
Toda Europa (1)	197
Italia (2)	88
Francia (3)	95
Península Ibérica (4)	100
Norte de África (5)	117
Marruecos (5)	84
Medio Atlas (6)	¿20-31?

Tabla XXIII. Número de especies de *Aphodius* presentes en distintas áreas geográficas entre Europa y el norte de África. Datos elaborados a partir de: (1) Baraud (1992); (2) Dellacasa (1983); (3) Paulian & Baraud (1982); (4) Veiga (1998); (5) Baraud (1985); (6) presente estudio, Fatima (1995), Mohammed (1995), Janati-Idrissi et al. (1999).

En un detallado estudio sobre los *Aphodiinae* de la Península Ibérica, Cabrero-Sañudo & Lobo (2006) recopilan la riqueza de treinta áreas peninsulares. Del citado trabajo hemos seleccionado (Tabla XXIV), a efectos comparativos, los referidos a doce sistemas montañosos ibéricos: once de España y uno de Portugal. Aportamos, asimismo, el número de *Aphodiinae* (géneros: *Aphodius*, *Euheptaulacus*, *Heptalacus* y *Oxyomus*) registrados en tres estudios realizados en el Medio Atlas, así como los del presente muestreo, con objeto de ponderar la riqueza de las comunidades coprófagas endocópidas en las diversas cordilleras.

Área geográfica	País	Nº de
		Especies
Sierra de Alfacar (Granada) (1)	España	20
Sierra de Baza (Granada) (2)	España	14
Sierra Nevada (Granada) (3)	España	28
Sierra Subéticas (Córdoba) (4)	España	20
Serra de Grándola (Setúbal) (5)	Portugal	13
La Hiruela (Madrid) (6)	España	20
El Ventorrillo (Madrid) (7)	España	27
Macizo Central de Gredos (Ávila) (8)	España	31
Sierra de Urbión (Soria / La Rioja) (9)	España	39
Picos de Europa (Asturias) (10)	España	34
Cordillera Cantábrica (Asturias, Cantabria, León) (11)	España	45
Nava de Francia (Salamanca / Cáceres) (12)	España	25
Región de Ifran (Medio Atlas) (13)	Marruecos	14
Medio Atlas (14)	Marruecos	25
Región de Fez-Saïs (Medio Atlas) (15)	Marruecos	10
Medio Atlas (presente estudio)	Marruecos	20

Tabla XXIV. Confrontación del número de especies de *Aphodiinae* presentes en el Medio Atlas y en distintos sistemas montañosos de la Península Ibérica. Datos elaborados a partir de: (1) Fernández-Sigler (1986); (2) Romero-Alcaraz et al. (2000); (3) Ávila y Pascual (1988a); (4) Hidalgo y Cárdenas (1994); (5) Serrano et al. (1999); (6) Baz (1988); (7) Martín-Piera et al. (1986); (8) Lobo (1992b); (9) De la Villa (1992); (10) Galante & Stebnicka (1994) y Menéndez (1997); (11) Galante & Stebnicka (1994); (12) Gutiérrez-García (2000); (13) Mohammed (1995); (14) Janati-Idrissi et al. (1999); (15) Janati-Idrissi et al. (1999).

Sobre los dieciseis estudios referidos (Tabla XXIV), es posible apuntar una serie de consideraciones:

1. En el Medio Atlas (Marruecos), los cuatro estudios referenciados ofrecen una media de 17,25 especies de *Aphodiinae*. Este dato viene a confirmar nuestras estimas de riqueza (véase “Material colectado y fiabilidad de los inventarios”).
2. En los sistemas montañosos meridionales de la Península Ibérica, la riqueza media para esta subfamilia es de 19 especies.
3. Por último, en los sistemas montañosos septentrionales de la Península Ibérica, la riqueza media es de 31,57 especies. El número de especies se incrementa significativamente en las cordilleras más septentrionales (Cordillera Cantábrica, Sierra de Urbión).

A la vista de los datos expuestos, puede establecerse un gradiente de mayor a menor riqueza desde latitudes más septentrionales a más meridionales, entre la Península Ibérica y el Medio Atlas marroquí.

5.4.5.- Importancia de los Escarabeidos endocópridos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas

Durante el muestreo de octubre se registraron diez especies de Escarabeidos endocópridos, lo que supone un 31,25 % de la riqueza específica durante el otoño (n = 32). Los 104.532 ejemplares de *Aphodius* registrados suponen un 92,67 % de la abundancia estacional (n = 112.804 individuos). Esta dominancia parece reflejar la que sucede en regiones templadas septentrionales de Europa, donde la abundancia de los endocópridos resulta manifiesta (White, 1960; Hanski & Koskela, 1977; Hanski, 1991a). Son pues, el grupo más representativo, numéricamente, durante esta estación. Este dato permite inferir que el Medio Atlas constiuye un enclave de singular relevancia, en cuanto a la representatividad de los endocópridos en el norte de África. Esta acusada abundancia se debe, fundamentalmente, a tres especies de fenología exclusivamente otoñal: *A. melanostictus*, *A. affinis* ssp. *dorbingnyi* y *A. moraguesi*. De las citadas, las dos primeras eminentemente forestales.

En primavera, encontramos catorce especies de endocópridos, lo que representa un 32,56 % de la riqueza específica total durante la primavera ($n = 43$). Se colectaron 1.300 individuos, un 11,34 % de la abundancia estacional ($n = 11.464$ ejemplares). En cuanto a la biomasa, con 11,56 gramos, el peso seco de los *Aphodius* representa un 3,33 % del total (347,55 gramos).

En conjunto (otoño y primavera), los endocópridos representan un 39,22 % de la riqueza específica ($n = 51$), un 85,16 % de la abundancia total ($n = 124.270$ ejemplares), un 23,91 % del peso seco total registrado. Destaca el grupo por su gran representatividad numérica.

Por lo que se refiere al tipo de hábitat, los endocópridos, en conjunto, se distribuyen preferentemente por los medios abiertos, donde se localizaron las veinte especies registradas. En los medios cerrados, a pesar de haberse colectado la mitad de las especies, los efectivos (95.836 individuos) representan un 90,55 % del total. Esta dominancia se debe a dos de las especies más arriba comentadas: *Aphodius melanostictus* y *A. affinis* ssp. *dorbingnyi*.

Cómo se explica ese dominio en abundancia y biomasa de los *Aphodiidae* en los medios cerrados. Por razones obvias de eficiencia, los rebaños ovinos pastorean preferentemente en los ecosistemas pascícolas. Excepcionalmente pueden penetrar en medios boscosos, donde, por otra parte, los Escarabeidos coprófagos sólo encuentran como recurso el excremento de los macacos de Berbería (*Macaca sylvanus*), jabalíes (*Sus scrofa*) o asnos del Magreb (*Equus asinus* ssp. *atlanticus*). Sin embargo, los imagos de los dos subgéneros (*Nimbus* y *Chilo thorax*) a los que pertenecen los dos *Aphodius* citados, son de vida efímera y acuden masivamente al estiércol para copular y ovopositar en el suelo subyacente. Si bien los adultos son endocópridos, sus larvas se rigen bajo un régimen saprófago y no precisan de aprovisionamiento ni de nidificación alguna (Landin, 1961; Martín-Piera y López-Colón, 2000). Como más arriba mencionábamos, las hembras de *Aphodius* tienen dos ovarios (Halffter & Matthews, 1966; Lumaret, 1980), pudiendo realizar ovoposiciones de hasta más de cien huevos. Así pues, estas dos especies, claramente *r*-estrategas, se muestran exitosamente competitivas; pudiendo mantener altas poblaciones con recursos muy escasos, gracias al régimen saprófago de sus estadios preimaginales.

Por lo que concierne al papel de los endocópridos en los procesos edáficos, resulta especialmente relevante el papel de las dos especies citadas en los bosques de cedros. En tales medios cerrados, constituyen la comunidad coprófaga dominante durante el otoño. Al ser especies univoltinas, no se encuentran en primavera. No es desdeñable, asimismo, la relevancia de los endocópridos en los medios pascícolas. Según Holter (1979b), cien ejemplares de *Aphodius* por excremento pueden ingerir 334 gramos de estiércol en cinco días. Extrapolando esa cifra a los efectivos registrados en nuestro estudio (105.832 individuos), los *Aphodiidae* colectados podrían ingerir 353,48 kilogramos de estiércol cada cinco días. No es desdeñable, por tanto, la importancia agronómica del grupo.

5.5.- Escarabeidos trógididos

5.5.1.- Introducción

La familia *Trogidae* cuenta con cinco géneros, de los cuales sólo se conoce bien la distribución de uno de ellos en el norte de África (Baraud, 1985)⁵¹. De las siete especies de *Trox* presentes en el Magreb (Tabla XXV), cinco se encontrarían en Marruecos y seis en la Península Ibérica, suponiendo un 50 % de la fauna ibérica (n = 12).

Especies	Distribución geográfica general	Presente en:	
		Marr.	P. Ib.
<i>Trox fabricii</i> Reiche, 1853	Paleártica (ibérica, norteafricana, Sicilia)	Si	Si
<i>Trox granulipennis</i> Fairmaire, 1852	Paleártica (ibérica, norteafricana, hasta Oriente Próximo)	Si	Si
<i>Trox leonardii</i> Pittino, 1983	Paleártica (ibérica, norteafricana, hasta Oriente Próximo)	Si	Si
<i>Trox martini</i> Reitter, 1892	Paleártica (norteafricana)	No	Si
<i>Trox perrisii</i> Fairmaire, 1868	Paleártica (Europa y norte de África)	Si	Si
<i>Trox scaber</i> Linnaeus, 1767	Paleártica, macaronésica, neártica, neotropical y australiana	Si	Si
<i>Trox strandi</i> Balthasar, 1936	Paleártica (norteafricana)	No	No

Tabla XXV. Especies de *Trox* que habitan el norte de África, distribución general de las mismas y presencia en Marruecos (Marr.) y en la Península Ibérica (P.Ib.). Datos elaborados a partir de Schoolmeesters (2005).

⁵¹ Así, la distribución magrebí del género *Omorgus* no parece muy bien estudiada, pues Baraud (1985) no cita ninguna especie de Marruecos; si bien *Omorgus suberosus*, presente en la Península Ibérica, podría haber colonizado nuestro territorio desde el Magreb (Bercedo, 1997; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

De las seis especies de *Omorgus* citadas del norte de África por Baraud (1985), sólo *O. squalidus* se localizaría en el Magreb (Argelia), según Schoolmeesters (2005).

Únicamente hemos registrado ocho ejemplares pertenecientes a una sola especie: *Trox fabricii*. Son el grupo menos representativo en todos los sentidos: riqueza (1,36 %), abundancia (0,006 %) y biomasa (0,009 %).

5.5.2.- Preferencias estacionales, ambientales y altitudinales

- **5.5.2.1.-** *Trox (Trox) fabricii* Reiche, 1853: 22,50 mgrs. de peso seco.

Elemento paleártico, de corología íbero-magrebí (La Greca, 1964), citado de: España, Portugal, Sicilia, Marruecos, Argelia y Túnez (Martínez y Sáez, 1873; Uhagón, 1879; Medina, 1895; de la Fuente, 1926; Seabra, 1943; Cobos, 1949; Pardo-Alcaide, 1955; Báguena, 1960 y 1967; Baraud, 1977, 1985, 1987 y 1992; Pittino, 1983; Ruiz, 1995).

En nuestro estudio sólo ha sido registrado, en muy bajo número, en otoño (Fig.168). Fenología coincidente con la reseñada por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España): entre octubre y abril. Recordemos que nuestro segundo muestreo se efectuó en mayo. Espectro fenológico, estrechamente ligado a los periodos de máxima humedad, que vendría a coincidir con el de otros representantes del género (Lumaret, 1983; Ruano *et al.*, 1988; Romero-Samper, 1989). Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) sólo lo colectó en mayo.

En cuanto a preferencias ambientales, *Trox fabricii* muestra una marcada decantación por los medios abiertos, apenas encontrándose un 12,5 % de sus efectivos (sobre n = 8) en una estación forestal (cedral de Tizi-n-tretten, a 1.805 metros). Esta preferencia por los pastizales vendría marcada por el transito y manejo del ganado ovino (*Ovis aries*) en los mismos, conforme a los apuntes ya señalados -más arriba- sobre la importancia del componente queratínico en la dieta de los trógididos (véanse, por ejemplo: Ruiz, 1995; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Su distribución altitudinal (Fig.167) resulta, a tenor de los resultados de nuestros muestreos, amplia: desde las praderías ubicadas a 1.560 (estación de Aguelmane-Azigza) hasta las montañas situadas a 2.050 metros (Ain-Kahla). Baraud (1985) señala su presencia, en Marruecos, hasta los 2.000 metros. De hecho, en Ceuta (España) y sus

alrededores (Ruiz, 1995), entre los 25 y 250 metros, los registros no son escasos. El citado autor indica una posible preferencia por áreas ligeramente montañosas con sustratos duros.

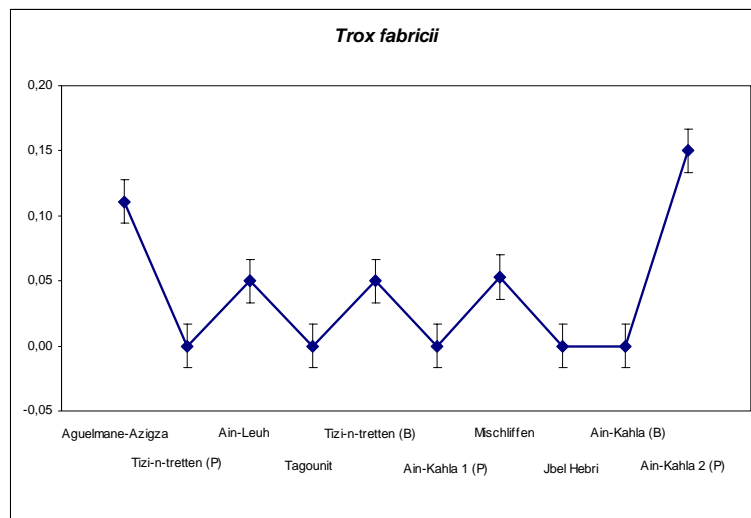


Fig. 167. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de *Trox fabricii* en las diferentes localidades de muestreo, por orden altitudinal.

Las citas recopiladas (tan sólo doce en Romero-Samper y Lobo: en preparación) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Trox fabricii* se distribuye puntualmente por todo Marruecos (Fig.169), colonizando incluso las Islas Chafarinas (España) (Palmer *et al.* 1999). Latitudinalmente, entre los 29,38 y los 35,89 N; longitudinalmente, entre los 2,43 y los 10,17 W. En opinión de Baraud (1992), se trata del trógrado más común en el Magreb.

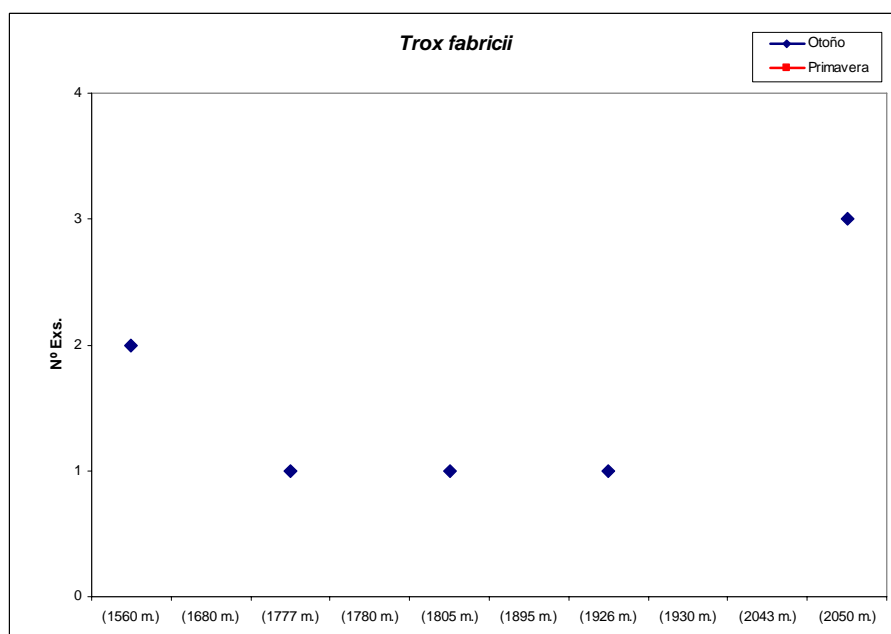


Fig. 168. Número de ejemplares de *Trox fabricii* registrados, en otoño y primavera, según las cotas altitudinales.

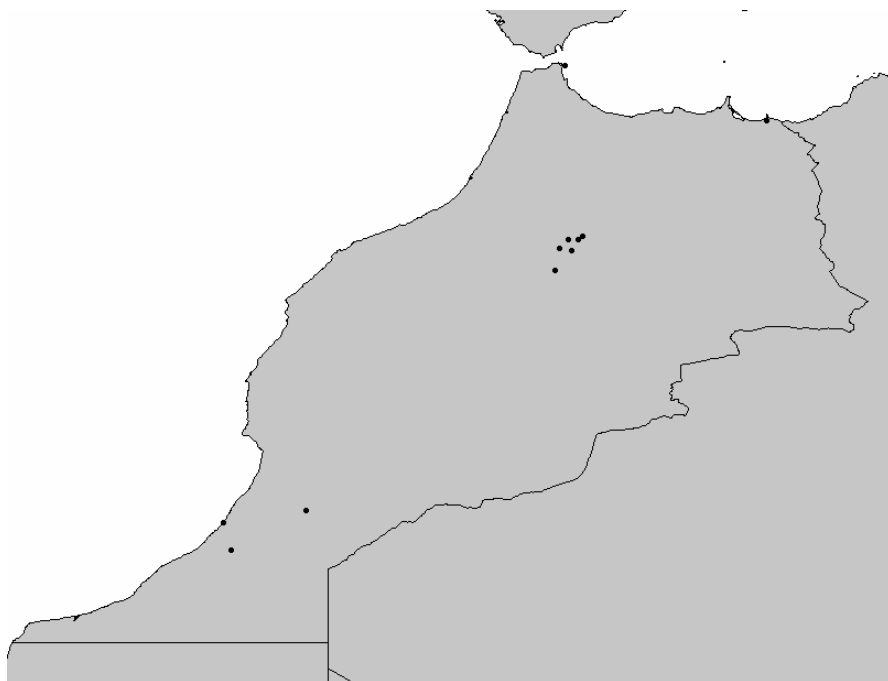


Fig. 169. Distribución de *Trox fabricii* en Marruecos.

5.5.3.- Análisis biogeográfico

Conforme a las clasificaciones propuestas por La Greca (1964) y Galante y Stebnicka (1993), *Trox fabricii* es un elemento íbero-magrebí. En opinión de Ruiz (1995) su categoría sería mediterráneo-occidental, puesto que no sólo coloniza la Península Ibérica y el norte de África, entre Marruecos y Túnez, sino que -excepcionalmente- se halla presente en algunas islas del Mediterráneo: Sicilia (Baraud, 1985 y 1992) e Isabel II, en las Chafarinas (Palmer *et al.*, 1999). No ha sido registrado en las Islas Baleares (Martín-Piera y Lobo, 1992). A pesar de tratarse de una especie braquíptera, podría presentar una cierta ornitocoria (Palmer *et al.*, 1999), comportamiento que le hubiera posibilitado colonizar áreas insulares próximas desde el norte de África⁵². Si esta conducta forésica ya fue señalada por Bercedo (1997) para otras especies de la familia, no debería descartarse para *T. fabricii*, considerando que está citado de nidos de rapaces (Pardo-Alcaide, 1955), migratorias en su mayoría. El hecho es que *T. fabricii* sólo coloniza las regiones más meridionales y occidentales de Iberia (Martín-Piera y López-Colón, 2000),

⁵² La ornitocoria puede asimilarse a la zoocoria desarrollada por ciertas especies de *Onthophagus*, pertenecientes al subgénero *Macropocopris*, de Australia y Nueva Guinea: con tarsos prensiles adaptados a aferrarse al pelo de los marsupiales (canguros y wallabies) (Halffter & Matthews, 1966; Paulian, 1988). La zoocoria se da también entre diversas plantas, que han desarrollado semillas con cubiertas adaptadas a engancharse en el pelaje de mamíferos o en el plumaje de aves, a fin de facilitar su dispersión (Herrera, 1984).

fueraparte de las citadas islas, mientras que es una especie común en Marruecos (Baraud, 1992). Islas que son, latitudinalmente, las más próximas al norte de África.

La única especie de *Trox* registrada en el Medio Atlas representa un 20 % (n = 5) de la fauna de este género presente en Marruecos (Tabla XXVI).

Área geográfica	Nº de especies
Toda Europa (1)	17
Península Ibérica (2)	12
Norte de África (3)	7
Marruecos (3)	5
Medio Atlas (4)	1

Tabla XXVI. Número de especies de *Trox* presentes en distintas áreas geográficas entre Europa y el norte de África. Datos elaborados a partir de: (1) Baraud (1992); (2) Martín-Piera y López-Colón (2000); (3) Baraud (1985); (4) presente estudio.

5.5.4.- Importancia de los Escarabeidos trógididos en las comunidades coprófagas del Medio Atlas

Habiendo ya comentado el regimen no estrictamente coprófago, pero si los hábitos coprofílicos, así como el tránsito de la saprofagia a la coprofagia (Cambefort, 1991b), manifiestos entre los *Trogidae*, abordemos un breve análisis sobre la relevancia de este grupo, constituido por una sola especie, entre las comunidades coprófagas del Medio Atlas. Ciertamente, el de menos importancia.

Exclusivamente registramos *Trox fabricii* en otoño, representando un 3,12 % de la riqueza específica registrada en octubre (n = 32 especies). En tan bajo número (ocho ejemplares) que su representatividad respecto a la abundancia y biomasa es ínfima.

Un recurso que aprovecha este trógrado en el Medio Atlas (observaciones personales) es el excremento de perro, animal muy común en la zona por la presencia de frecuentes rebaños de ovejas (Valverde y Teruelo, 2001). En este sentido, se registraría por una coprofagia queratinófaga similar a la observada en otras especies del género (Ro-

mero-Samper, 1989). Si bien, evidentemente, tenderá a alimentarse de los restos quera-
tinicos del ganado ovino (vedijas, restos de vellones).

5.6.- Preferencias generales de las especies⁵³

5.6.1.- Escarabaeidos telecópridos

El tipo general de hábitat o la estación del año afectan a la presencia y abundancia de las especies de Escarabaeidos telecópridos del Medio Atlas. Por lo que se refiere a la estacionalidad hay dos especies propias del otoño (*Scarabaeus laticollis* y *Sisyphus schaefferi*), dos de la primavera (*Gymnopleurus flagellatus* y *G. sturmi*) y una sin predilección por ninguno de los dos períodos (*Scarabaeus sacer*). En relación al hábitat, sólo *S. schaefferi* parece preferir las zonas boscosas mientras que el resto de las especies prefiere los pastizales (Tabla XXVII).

	otoño (94)	primavera (88)	MW
<i>Scarabaeus sacer</i>	0,09 ± 0,04	0,08 ± 0,04	4065
<i>Scarabaeus laticollis</i>	61,5 ± 6,7	6,0 ± 6,9	1978***
<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	0	0,46 ± 0,08	3149**
<i>Gymnopleurus sturmi</i>	0,01 ± 0,07	0,42 ± 0,07	3236*
<i>Sisyphus schaefferi</i>	9,3 ± 1,6	5,9 ± 1,6	2718***
	pastizal (125)	bosque (57)	MW
<i>Scarabaeus sacer</i>	0,13 ± 0,03	0	3220*
<i>Scarabaeus laticollis</i>	47,1 ± 6,1	7,5 ± 9,0	2686**
<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	0,33 ± 0,07	0	2964**
<i>Gymnopleurus sturmi</i>	0,25 ± 0,06	0,11 ± 0,10	3065**
<i>Sisyphus schaefferi</i>	2,7 ± 1,2	18,5 ± 1,8	1906***

Tabla XXVII. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de telecópridos según el período de muestreo y el tipo de hábitat. Para cada variable se indica, entre paréntesis, el número de trampas. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren sinificativamente: * ≤ 0,05, ** ≤ 0,01, *** ≤ 0,001.

Por lo que respecta a la distribución altitudinal de los cinco rodadores (Tabla XXVIII), estas especies muestran preferencia por las zonas de menor o mediana altitud,

⁵³ Se omiten los trógidos, dada su menor relevancia.

siendo significativa la ausencia de poblaciones importantes de rodadores en las cotas de mayor altura. Si bien el número de especies tiende a disminuir cuanto mayor es la cota, en general no se observan variaciones bruscas. El número medio de especies telecópidas presentes por localidad es 3,5, un 70 % del total ($n = 5$). En cuanto al número de ejemplares, es máximo en los pastizales de Ain-Leuh (1.777 metros) y Jbel Hebri (1.930 m.).

Localidad	Altitud	<i>Scarabaeus sacer</i>	<i>Scarabaeus laticollis</i>	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	<i>Gymnopleurus sturmi</i>	<i>Sisyphus schaefferi</i>
Aguelmane-Azigza (P)	1.560 (18)	0,28 ± 0,08 (5)	0,05 ± 13,71 (1)	0,05 ± 0,17 (1)	0,67 ± 0,16 (12)	1,78 ± 2,60 (32)
Tizi-n-tretten (P)	1.680 (18)		18,11 ± 13,71 (326)	0,50 ± 0,17 (9)		0,17 ± 2,60 (3)
Ain-Leuh (P)	1.777 (20)	0,35 ± 0,07 (7)	101,30 ± 13,00 (2.026)	0,85 ± 0,16 (17)	0,55 ± 0,16 (11)	6,05 ± 2,47 (121)
Tagounit (B)	1.780 (18)		15,44 ± 13,71 (278)			36,11 ± 2,60 (650)
Tizi-n-tretten 2 (B)	1.805 (20)		5,55 ± 13,00 (111)			19,70 ± 2,47 (394)
Ain-Kahla1 (P)	1.895 (14)		42,79 ± 15,54 (599)	0,07 ± 0,19 (1)	0,36 ± 0,19 (5)	7,64 ± 2,95 (107)
Mischliffen (P)	1.926 (20)		40,80 ± 13,00 (816)	0,10 ± 0,16 (2)	0,15 ± 0,16 (3)	2,70 ± 2,47 (54)
Jbel Hebri (P)	1.930 (16)	0,25 ± 0,08 (4)	126,62 ± 14,54 (2.026)	0,69 ± 0,18 (11)	0,06 ± 0,18 (1)	0,44 ± 2,76 (7)
Ain-Kahla3 (B)	2.043 (19)		2,16 ± 13,34 (41)		0,32 ± 0,16 (6)	0,63 ± 2,53 (12)
Ain-Kahla2 (P)	2.050 (20)		4,40 ± 13,00 (88)			0,85 ± 2,47 (17)
	KW	31,06**	98,16***	38,63***	35,94***	115,42***
	rs	-0,169*	0,063	-0,201*	-0,252***	-0,198**

Tabla XXVIII. Número medio de individuos por trampa (+/- desviación estándar) de cada una de las especies de telecópidos para las diferentes localidades de colecta y número total de ejemplares colectados (entre paréntesis). Para cada localidad figura entre paréntesis si la colecta se realizó en biomas abiertos (pastizales, P) o cerrados (bosque, B). Tras la altitud, y también entre paréntesis, se incluye el número total de trampas de cada localidad. KW es el valor del test no paramétrico de Kruskal-Wallis, un análisis de varianza basado en el rango de las observaciones que permite estimar si las diferencias en el número de individuos por trampa difieren entre las localidades. El valor del índice de correlación no paramétrico de Spearman (rs) entre la altitud y la abundancia media se incluye igualmente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

Las regresiones mediante Modelos Lineares Generalizados (Tabla XXIX) permiten observar que la abundancia de *Sisyphus schaefferi* se relaciona principalmente con la altitud de las localidades y el tipo de hábitat, la de *Scarabeus laticollis* con el periodo estacional y la altitud, la de las especies de *Gymnopleurus* con el periodo estacional y, por último, que la abundancia de *Scarabaeus sacer* se explica mal acudiendo a estas variables.

	<i>S. laticollis</i>	<i>S. sacer</i>	<i>S. schaefferi</i>	<i>G. flagellatus</i>	<i>G. sturmi</i>
periodo	30,7%	0,1%	2,0%	31,1%	30,89%
hábitat	14,7%	13,4%	34,1%	15,9%	2,63%
altitud	22,6%	8,1%	40,0%	9,0%	6,4%

Tabla XXIX. Porcentajes de variabilidad en la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos telecópridos explicado por los diferentes tipos de variables consideradas. Estas estimas se han realizado usando Modelos Lineares Generalizados (ver métodos).

5.6.2.- Escarabaeidos paracópridos

De las 25 especies de Escarabeidos paracópridos, 16 de ellas (64%) poseen alguna preferencia significativa por alguno de los dos períodos de muestreo. Entre estas especies con una marcada preferencia estacional, once poseen poblaciones más numerosas durante la primavera y sólo cinco durante el otoño, destacando que todas las especies primaverales pertenecen a la familia *Scarabaeidae* y que las tres especies de *Geotrupidae* poseen poblaciones más numerosas durante el otoño (Tabla XXX). Sólo dos especies de *Scarabaeidae* (*Onthophagus opacicollis* y *O. atricapillus*) se colectaron con una mayor abundancia durante el otoño.

En el caso de los dos tipos de hábitat, únicamente seis especies (24%) manifiestan preferencias significativas, cuatro hacia los pastizales, todas ellas pertenecientes a la familia *Scarabaeidae*, y dos hacia los bosques, ambas *Geotrupidae*: *Sericotrupes niger* y *Thorectes armifrons* (Tabla XXXI).

	Otoño (94)		Primavera (88)		MW
	Total	Media \pm SE	Total	Media \pm SE	
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835			291	3,3 \pm 0,4	1739***
<i>Onitis belial</i> Fabricius, 1798			6	0,07 \pm 0,02	3901*
<i>Onitis ion</i> (Olivier, 1789)			21	0,24 \pm 0,05	3572***
<i>Onitis numida</i> Castelnau, 1840			1	0,01 \pm 0,008	4089
<i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)			7	0,08 \pm 0,02	3854*
<i>Ch. hungaricus</i> ssp. <i>irroratus</i> (Rossi, 1790)	1	0,01 \pm 0,008			4092
<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	5	0,05 \pm 0,01	1	0,01 \pm 0,02	3963
<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	3	0,03 \pm 0,2	168	1,9 \pm 0,2	2484***
<i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1767)	1	0,01 \pm 0,1	79	0,9 \pm 0,1	2762***
<i>Euonthophagus crocatus</i> (Mulsant, 1873)	2	0,02 \pm 2,1	2.068	23,5 \pm 2,2	681***
<i>Onthophagus atricapillus</i> D'Orbigny, 1908	284	3,0 \pm 0,6	11	0,1 \pm 0,6	2974***
<i>Onthophagus hirtus</i> (Illiger, 1803)	11	0,1 \pm 1,9	1.599	18,2 \pm 2,0	775***
<i>O. punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i> Baraud, 1963			2	0,02 \pm 0,01	4042
<i>Onthophagus latigena</i> D'Orbigny, 1897			1	0,01 \pm 0,008	4089
<i>Onthophagus maki</i> (Illiger, 1803)	9	0,09 \pm 2,1	1.633	18,6 \pm 2,1	978***
<i>O. marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> Walzl, 1835	5	0,05 \pm 1,8	1.764	20,0 \pm 1,8	809***
<i>Onthophagus nebulosus</i> Reiche, 1864	1	0,01 \pm 0,03	7	0,08 \pm 0,03	3990
<i>Onthophagus nigellus</i> (Illiger, 1803)			1	0,01 \pm 0,008	4089
<i>Onthophagus opacicollis</i> D'Orbigny, 1897	684	7,3 \pm 0,9	241	2,7 \pm 1,0	2637***
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba, 1790)	275	2,9 \pm 0,9	307	3,5 \pm 0,9	3636
<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)	10	0,1 \pm 0,1	26	0,3 \pm 0,1	3769
<i>Onthophagus vacca</i> (Linnaeus, 1767)	12	0,1 \pm 0,8	781	8,9 \pm 0,8	879***
<i>Sericotrupes niger</i> Marsham, 1802	88	0,9 \pm 0,2	11	0,1 \pm 0,2	2905***
<i>Stereopyge douei</i> (Gory, 1841)	46	0,5 \pm 0,1	2	0,02 \pm 0,1	3651**
<i>Thorectes armifrons</i> Reitter, 1893	160	1,7 \pm 0,2	1	0,01 \pm 0,2	1920***

Tabla XXX. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de paracópridos según el período de muestreo. Para cada variable se detalla el número de trampas entre paréntesis. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren sinificativamente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

	Pastizal (125)		Bosque (57)		MW
	Total	Media \pm SE	Total	Media \pm SE	
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	230	1,8 \pm 0,4	61	1,1 \pm 0,6	2777**
<i>Onitis belial</i> Fabricius, 1798	3	0,02 \pm 0,02	3	0,05 \pm 0,03	3521
<i>Onitis ion</i> (Olivier, 1789)	20	0,2 \pm 0,04	1	0,02 \pm 0,06	3308
<i>Onitis numida</i> Castelnau, 1840	1	0,01 \pm 0,01	0		3534
<i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)	7	0,06 \pm 0,02	0		3391
<i>Ch. hungaricus</i> ssp. <i>irroratus</i> (Rossi, 1790)	1	0,01 \pm 0,01	0		3534
<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	5	0,04 \pm 0,02	1	0,02 \pm 0,02	3482
<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	138	1,1 \pm 0,2	33	0,6 \pm 0,3	3214
<i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1767)	46	0,4 \pm 0,1	34	0,6 \pm 0,2	3173
<i>Euonthophagus crocatus</i> (Mulsant, 1873)	1.807	14,5 \pm 2,1	263	4,6 \pm 3,1	2802*
<i>Onthophagus atricapillus</i> D'Orbigny, 1908	291	2,3 \pm 0,5	4	0,07 \pm 0,8	2698***
<i>Onthophagus hirtus</i> (Illiger, 1803)	1.275	10,2 \pm 1,9	335	5,9 \pm 2,8	3349
<i>O. punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i> Baraud, 1963	1	0,01 \pm 0,01	1	0,01 \pm 0,02	3528
<i>Onthophagus latigena</i> D'Orbigny, 1897	1	0,01 \pm 0,01	0		3534
<i>Onthophagus maki</i> (Illiger, 1803)	1.321	10,6 \pm 2,0	321	5,6 \pm 2,9	3442
<i>O. marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> Walzl, 1835	1.501	12,0 \pm 1,8	268	4,7 \pm 2,6	3059
<i>Onthophagus nebulosus</i> Reiche, 1864	8	0,06 \pm 0,02	0		3420
<i>Onthophagus nigellus</i> (Illiger, 1803)	1	0,01 \pm 0,01	0		3534
<i>Onthophagus opacicollis</i> D'Orbigny, 1897	723	5,8 \pm 0,8	202	3,5 \pm 1,2	2998
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba, 1790)	319	2,5 \pm 0,8	263	4,6 \pm 1,2	3292
<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)	27	0,2 \pm 0,06	9	0,2 \pm 0,1	3534
<i>Onthophagus vacca</i> (Linnaeus, 1767)	603	4,8 \pm 0,8	190	3,3 \pm 1,2	3130
<i>Sericotrupes niger</i> Marsham, 1802	32	0,3 \pm 0,2	67	1,2 \pm 0,2	2921**
<i>Stereopyge douei</i> (Gory, 1841)	48	0,4 \pm 0,1	0		3135**
<i>Thorectes armifrons</i> Reitter, 1893	79	0,6 \pm 0,2	82	1,4 \pm 0,3	2641***

Tabla XXXI. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de paracópidos según el hábitat muestreado. Para variable se detalla, entre paréntesis, el número de trampas. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren sinificativamente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

	Aguelmane- Azizga (P)	Tizi-n- tretien (P)	Ain-Leuh (P)	Tagounit (B)	Tizi-n- tretien (B)	Ain-Kahla 1 (P)	Mischliffen (P)	Jbel Hebri (P)	Ain-Kahla (B)	Ain-Kahla 2 (P)	<i>KW</i>	<i>rs</i>
	1560 (18)	1680 (18)	1777 (20)	1780 (18)	1805 (20)	1895 (14)	1926 (19)	1930 (16)	2043 (19)	2050 (20)		
<i>Onitis alexis</i>	3,3 ± 0,3 (59)	0,6 ± 0,1 (11)	3,5 ± 0,2 (70)			1,8 ± 0,2 (25)	2,7 ± 0,2 (51)	0,9 ± 0,1 (14)	3,2 ± 0,5 (61)		37,24***	-0,07
<i>Onitis belial</i>					0,05 ± 0,01 (1)	0,07 ± 0,02 (1)	0,1 ± 0,02 (2)		0,1 ± 0,02 (2)		6,46	0,07
<i>Onitis ion</i>	0,8 ± 0,07 (15)							0,3 ± 0,04 (5)	0,05 ± 0,01 (1)		48,45***	-0,16*
<i>Onitis numida</i>		0,05 ± 0,01 (1)									9,16	-0,09
<i>Cheironitis furcifer</i>	0,05 ± 0,01 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	0,1 ± 0,02 (3)			0,1 ± 0,02 (2)					12,52	-0,13
<i>Ch. hungaricus ssp. irroratus</i>	0,05 ± 0,01 (1)										9,16	-0,12
<i>Bubas bison</i>			0,1 ± 0,01 (2)		0,05 ± 0,01 (1)	0,1 ± 0,02 (2)		0,06 ± 0,02 (1)			12,56	-0,02
<i>Euoniticellus fulvus</i>	0,8 ± 0,1 (15)	0,1 ± 0,02 (2)	2,8 ± 0,2 (57)	0,05 ± 0,01 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	2,9 ± 0,3 (40)	1,2 ± 0,1 (22)	0,1 ± 0,03 (2)	1,6 ± 0,2 (31)		38,15***	-0,07
<i>Caccobius schreberi</i>	0,2 ± 0,04 (3)	0,05 ± 0,01 (1)	0,3 ± 0,03 (6)	0,2 ± 0,03 (3)	0,3 ± 0,04 (6)	2,1 ± 0,3 (29)		0,3 ± 0,04 (5)	1,3 ± 0,1 (25)	0,1 ± 0,01 (2)	21,28***	0,13
<i>Euonthophagus crocatus</i>	30,5 ± 1,9 (550)	1,4 ± 0,1 (26)	28,0 ± 1,6 (561)	0,2 ± 0,04 (4)	1,2 ± 0,1 (24)	26,8 ± 2,7 (375)	7,2 ± 0,4 (136)	7,9 ± 0,7 (126)	12,4 ± 1,5 (235)	1,6 ± 0,2 (33)	12,38	-0,09
<i>Onthophagus atricapillus</i>	11,6 ± 0,8 (209)		2,1 ± 0,1 (42)		0,1 ± 0,01 (2)	1,1 ± 0,1 (15)	0,7 ± 0,07 (14)		0,1 ± 0,02 (2)	0,6 ± 0,05 (11)	44,94***	-0,14
<i>Onthophagus hirtus</i>	0,9 ± 0,07 (17)	2,0 ± 0,2 (37)	39,1 ± 2,4 (782)	2,6 ± 0,3 (47)	5,7 ± 0,5 (114)	6,1 ± 0,6 (86)	12,0 ± 0,8 (228)	7,7 ± 0,8 (123)	9,2 ± 0,8 (174)	0,1 ± 0,02 (2)	21,18*	-0,08
<i>O. punctatus ssp. hispanicus</i>	0,05 ± 0,01 (1)	0,05 ± 0,01 (1)									8,2	-0,15*
<i>Onthophagus latigena</i>			0,05 ± 0,01 (1)								8,14	-0,06
<i>Onthophagus maki</i>	0,7 ± 0,05 (13)	2,5 ± 0,2 (45)	42,6 ± 2,6 (853)	3,0 ± 0,4 (54)	5,3 ± 0,4 (107)	7,7 ± 0,8 (108)	10,9 ± 0,6 (207)	5,9 ± 0,6 (94)	8,4 ± 0,7 (160)	0,05 ± 0,01 (1)	19,67*	-0,08
<i>O. marginalis ssp andalusicus</i>	2,8 ± 0,2 (50)	2,6 ± 0,2 (47)	28,1 ± 1,8 (563)	0,5 ± 0,05 (10)	0,6 ± 0,1 (13)	14,3 ± 1,5 (200)	18,7 ± 1,0 (355)	17,7 ± 1,6 (284)	12,9 ± 0,8 (245)	0,1 ± 0,01 (2)	14,86	-0,09
<i>Onthophagus nebulosus</i>	0,4 ± 0,04 (7)					0,07 ± 0,02 (1)					30,8***	-0,21*
<i>Onthophagus nigellus</i>	0,05 ± 0,01 (1)										9,16	-0,12
<i>Onthophagus opacicollis</i>	6,7 ± 0,5 (120)	1,0 ± 0,1 (19)	8,3 ± 0,4 (167)	9,3 ± 0,6 (168)	1,3 ± 0,1 (27)	19,2 ± 1,5 (269)	4,3 ± 0,3 (82)	2,8 ± 0,2 (45)	0,4 ± 0,04 (7)	1,0 ± 0,1 (21)	61,33***	-0,22**
<i>Onthophagus similis</i>	0,4 ± 0,04 (7)	0,1 ± 0,03 (2)	6,2 ± 0,4 (124)	11,5 ± 1,2 (208)	2,1 ± 0,2 (42)	9,2 ± 0,06 (129)	1,7 ± 0,2 (33)	0,3 ± 0,05 (5)	0,7 ± 0,1 (13)	0,9 ± 0,06 (19)	52,43***	0,06
<i>Onthophagus taurus</i>	0,2 ± 0,03 (4)		0,6 ± 0,07 (13)	0,4 ± 0,04 (7)	0,1 ± 0,01 (2)	0,7 ± 0,06 (10)					40,6***	-0,19*
<i>Onthophagus vacca</i>	9,7 ± 0,7 (174)	0,4 ± 0,08 (7)	6,9 ± 0,5 (138)	0,7 ± 0,07 (12)	1,3 ± 0,1 (27)	10,8 ± 1,1 (151)	3,6 ± 0,2 (68)	2,0 ± 0,2 (32)	7,9 ± 0,8 (151)	1,6 ± 0,1 (33)	16,61	0,03
<i>Sericotrupes niger</i>	0,1 ± 0,02 (2)		0,3 ± 0,02 (6)	3,2 ± 0,3 (57)	0,3 ± 0,03 (7)	1,1 ± 0,08 (12)	0,3 ± 0,03 (6)	0,1 ± 0,02 (2)	0,2 ± 0,02 (3)	0,05 ± 0,01 (1)	37,07***	-0,02
<i>Stereopyge douei</i>		1,5 ± 0,2 (28)	0,1 ± 0,01 (2)			0,07 ± 0,02 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	1,0 ± 0,1 (16)			35,05***	-0,08
<i>Thorectes armifrons</i>		0,05 ± 0,01 (1)	0,3 ± 0,04 (7)	2,1 ± 0,1 (38)	1,3 ± 0,1 (26)	0,2 ± 0,03 (3)	0,8 ± 0,07 (15)	3,2 ± 0,2 (51)	0,9 ± 0,07 (18)	0,1 ± 0,01 (2)	39,64***	0,16*

Tabla XXXII. Número medio de individuos por trampa (+/- desviación estándar) de cada una de las especies de paracópidos para las diferentes localidades de colecta y número total de ejemplares colectados (entre paréntesis). Para cada localidad figura entre paréntesis si la colecta se realizó en biomas abiertos (pastizales, P) o cerrados (bosque, B). Tras la altitud, y también entre paréntesis, se incluye el número total de trampas de cada localidad. KW es el valor del test no paramétrico de Kruskal-Wallis, un análisis de varianza basado en el rango de las observaciones que permite estimar si las diferencias en el número de individuos por trampa difieren entre las localidades. El valor del índice de correlación no paramétrico de Spearman (rs) entre la altitud y la abundancia media se incluye igualmente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

Respecto a la distribución altitudinal (Tabla XXXII) las especies de paracópidos no parecen poseer preferencias altitudinales marcadas, apareciendo en muchas ocasiones, a lo largo de todo el gradiente altitudinal estudiado aunque con una ligera preferencia por aquellas localidades situadas a menor altitud. De las 14 especies con valores significativos del test de Kruskal-Wallis, sólo *Onthophagus taurus* parece mostrar un patrón altitudinal claro, no apareciendo por encima de los 1.900 metros. Excepto en el caso de *Thorectes armifrons*, las cinco restantes correlaciones significativas entre el número de individuos y la altitud son negativas, mostrando que las mayores abundancias aparecen en la menores altitudes muestreadas.

El número medio de especies paracópidas presentes por localidad es 15,3, un 61 % del total ($n = 25$). En cuanto al número de ejemplares, la abundancia máxima se colectó también en los pastizales de Ain-Leuh (1.777 metros) y Ain-Kahla (1.895).

El período estacional es la variable que permite explicar, en general, un porcentaje de variabilidad mayor de la abundancia de los Escarabeidos paracópidos (en promedio un 27,2%), existiendo diez especies en las que esta simple variable es capaz de explicar más del 25% de la variación en la abundancia (Tabla XXXIII). La siguiente variable en capacidad explicativa es la altitud (en promedio un 14,3%) con tres especies cuya variación en abundancia se explica en un porcentaje superior al 25% por esta variable. El tipo de hábitat es la variable con menor capacidad explicativa (en promedio un 5,3%), no existiendo ninguna especie cuya variación en abundancia pueda ser explicada en más del 15%.

La abundancia de nueve especies puede explicarse acudiendo principalmente a la estacionalidad (*E. crocatus*, *O. alexis*, *E. fulvus*, *C. schreberi*, *O. marginalis*, *O. maki*, *O. hirtus*, *O. vacca* y *T. armifrons*), abundando entre ellas las que poseen grandes poblaciones y se encuentran presentes por todo el territorio. Una especie puede explicarse acudiendo a la altitud (*O. nebulosus*) y dos más mediante altitud y período estacional (*O. atricapillus* y *O. ion*). Para el resto de las especies, estas variables poseen una escasa capacidad explicativa (Tabla XXXIII).

	Período	Hábitat	Altitud	Nº Loc	N
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	42,6%	1,6%	2,0%	7	291
<i>Onitis belial</i> Fabricius, 1798	19,9%	2,1%	10,5%	4	6
<i>Onitis ion</i> (Olivier, 1789)	25,8%	7,9%	34,7%	3	21
<i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)	21,0%	10,9%	8,0%	4	7
<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	6,5%	1,6%	16,1%	4	6
<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	35,7%	2,1%	0,9%	9	171
<i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1767)	31,4%	1,3%	5,7%	9	80
<i>Euonthophagus crocatus</i> (Mulsant, 1873)	49,8%	6,6%	5,1%	10	2070
<i>Onthophagus atricapillus</i> D' Orbigny, 1908	22,7%	14,2%	45,3%	7	295
<i>Onthophagus hirtus</i> (Illiger, 1803)	45,6%	1,8%	11,3%	10	1610
<i>Onthophagus maki</i> (Illiger, 1803)	45,1%	2,3%	12,9%	10	1642
<i>O. marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> Walzl, 1835	50,3%	4,9%	7,6%	10	1769
<i>Onthophagus nebulosus</i> Reiche, 1864	9,4%	10,3%	42,9%	2	8
<i>Onthophagus opacicollis</i> D' Orbigny, 1897	9,4%	2,0%	8,2%	10	925
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba, 1790)	0,2%	2,6%	19,0%	10	582
<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)	5,3%	0,4%	12,3%	5	36
<i>Onthophagus vacca</i> (Linnaeus, 1767)	48,9%	1,0%	3,3%	10	793
<i>Sericotrupes niger</i> Marsham, 1802	16,6%	14,5%	14,0%	9	99
<i>Stereopyge douei</i> (Gory, 1841)	16,1%	12,4%	6,1%	5	48
<i>Thorectes armifrons</i> Reitter, 1893	41,3%	5,5%	15,8%	9	161

Tabla XXXIII. Porcentajes de variabilidad que son capaces de explicar los diferentes tipos de variables consideradas en el caso de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos paracópridos con más de 5 individuos colectados. Se presenta también la abundancia total de estas especies (N), así como el número de localidades en que se han colectado (Nº Loc). Estas estimas se han realizado usando Modelos Lineales Generalizados (ver métodos).

5.6.3.- Escarabaeidos endocópridos

De las 20 especies de Escarabeidos endocópridos, 11 de ellas (55%) poseen alguna preferencia significativa por alguno de los dos períodos de muestreo. Entre estas especies con una marcada preferencia estacional, seis poseen poblaciones más numerosas durante la primavera y cinco durante el otoño (Tabla XXXIV). Las dos especies con poblaciones más numerosas (*A. affinis* y *A. melanostictus*) se colectaron con una mayor abundancia durante el otoño.

	Otoño (94)		Primavera (88)		MW
	Total	Media \pm SE	Total	Media \pm SE	
<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>	30.762	327,3 \pm 68,4	0		308***
<i>Aphodius barbarus</i>	0		5	0,06 \pm 0,03	3995
<i>Aphodius castaneus</i>	192	2,0 \pm 0,4	3	0,03 \pm 0,5	2701***
<i>Aphodius consputus</i>	0		113	1,3 \pm 0,3	3243***
<i>Aphodius elevatus</i>	7	0,07 \pm 0,04	4	0,05 \pm 0,04	4131
<i>Aphodius erraticus</i>			6	0,07 \pm 0,02	3901*
<i>Aphodius fimetarius</i>	1.135	12,1 \pm 1,7	1.016	11,5 \pm 1,7	3817
<i>Aphodius ghardimaouensis</i>	6	0,06 \pm 0,05	0		4092
<i>Aphodius granarius</i>	63	0,6 \pm 0,1	3	0,03 \pm 0,1	3300***
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	3	0,03 \pm 0,01	0		4004
<i>Aphodius leucopterus</i>	0		8	0,09 \pm 0,03	3901*
<i>Aphodius lividus</i>	0		15	0,17 \pm 0,04	3713**
<i>Aphodius longispina</i>	0		60	0,7 \pm 0,1	3431***
<i>Aphodius lugens</i>	0		1	0,01 \pm 0,01	4089
<i>Aphodius melanostictus</i>	69.825	742,8 \pm 172,5	0		528***
<i>Aphodius moraguesi</i>	2.530	26,9 \pm 7,1	0		3212***
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	9	0,1 \pm 0,04	0		4004
<i>Aphodius quadriguttatus</i>	0		4	0,05 \pm 0,02	3995
<i>Aphodius satellitius</i>	0		3	0,03 \pm 0,01	3995
<i>Aphodius subterraneus</i>	0		59	0,7 \pm 0,1	2773***

Tabla XXXIV. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de endocópridos según el período de muestreo. Para cada variable se detalla el número de trampas entre paréntesis.. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren sinificativamente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

En el caso de los dos tipos de hábitat, nueve especies (45%) manifiestan preferencias significativas, seis hacia los pastizales y tres hacia los bosques (Tabla XXXV). Destaca que dos de estas especies forestales son las que poseen poblaciones más numerosas y muestran una marcada preferencia otoñal (*A. affinis* y *A. melanostictus*), mientras que la tercera (*A. consputus*) es típicamente primaveral.

	Pastizal (125)		Bosque (57)		MW
	Total	Media \pm SE	Total	Media \pm SE	
<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>	1.545	12,4 \pm 57,5	29.217	512,6 \pm 85,1	2757**
<i>Aphodius barbarus</i>	5	0,04 \pm 0,02	0		3477
<i>Aphodius castaneus</i>	195	1,6 \pm 0,4	0		2480***
<i>Aphodius consputus</i>	5	0,04 \pm 0,22	108	1,9 \pm 0,3	2629***
<i>Aphodius elevatus</i>	7	0,06 \pm 0,03	4	0,07 \pm 0,05	3464
<i>Aphodius erraticus</i>	4	0,03 \pm 0,02	2	0,04 \pm 0,03	3524
<i>Aphodius fimetarius</i>	1.817	14,5 \pm 1,4	334	5,9 \pm 2,1	2348***
<i>Aphodius ghardimaouensis</i>	6	0,05 \pm 0,04	0		3534
<i>Aphodius granarius</i>	66	0,5 \pm 0,1	0		2907***
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	2	0,02 \pm 0,01	1	0,02 \pm 0,02	3557
<i>Aphodius leucopterus</i>	8	0,06 \pm 0,03	0		3420
<i>Aphodius lividus</i>	14	0,11 \pm 0,04	1	0,02 \pm 0,05	3395
<i>Aphodius longispina</i>	60	0,5 \pm 0,1	0		3135**
<i>Aphodius lugens</i>	1	0,01 \pm 0,01	0		3534
<i>Aphodius melanostictus</i>	3.669	29,3 \pm 145,8	66.156	1160,6 \pm 215,9	2914*
<i>Aphodius moraguesi</i>	2.530	20,2 \pm 6,2	0		2964**
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	9	0,07 \pm 0,04	0		3477
<i>Aphodius quadriguttatus</i>	4	0,03 \pm 0,02	0		3477
<i>Aphodius satellitius</i>	2	0,02 \pm 0,01	1	0,02 \pm 0,02	3557
<i>Aphodius subterraneus</i>	47	0,4 \pm 0,1	12	0,2 \pm 0,1	3120*

Tabla XXXV. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de endocópridos según el tipo de hábitat muestreado. Para cada variable se detalla el número de trampas entre paréntesis.. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren sinificativamente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

	Aguelmane-Azigza (P)	Tizi-n-tretten (P)	Ain-Leuh (P)	Tagounit (B)	Tizi-n-tretten (B)	Ain-Kahla 1 (P)	Mischliffen (P)	Jbel Hebri (P)	Ain-Kahla (B)	Ain-Kahla 2 (P)		
	1560 (18)	1680 (18)	1777 (20)	1780 (18)	1805 (20)	1895 (14)	1926 (19)	1930 (16)	2043 (19)	2050 (20)	KW	rs
<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>	0,7 ± 0,06 (12)	0,7 ± 0,1 (13)	2,7 ± 0,2 (55)	1,3 ± 97,8 (24.174)	3,2 ± 0,2 (65)	69,1 ± 5,8 (968)	8,7 ± 0,6 (165)	18,7 ± 1,6 (299)	262,0 ± 14,3 (4.978)	1,6 ± 0,2 (33)	26,7**	0,14
<i>Aphodius barbarus</i>		0,3 ± 0,04 (5)									27,6**	-0,16*
<i>Aphodius castaneus</i>	6,5 ± 0,7 (118)	0,6 ± 0,07 (11)	1,5 ± 0,2 (31)			0,9 ± 0,1 (12)	0,4 ± 0,04 (8)	0,6 ± 0,06 (10)		0,2 ± 0,03 (5)	33,9***	-0,18**
<i>Aphodius consputus</i>				3,5 ± 0,3 (63)	2,2 ± 0,2 (45)					0,2 ± 0,03 (5)	56,7***	-0,04
<i>Aphodius elevatus</i>					0,2 ± 0,03 (4)					0,3 ± 0,04 (7)	21,9**	0,10
<i>Aphodius erraticus</i>		0,06 ± 0,01 (1)				0,2 ± 0,04 (3)			0,1 ± 0,02 (2)		15,5	0,05
<i>Aphodius fimetarius</i>	18,8 ± 0,7 (338)	12,3 ± 1,1 (221)	4,3 ± 0,3 (87)	5,8 ± 0,3 (105)	7,5 ± 0,5 (151)	45,4 ± 1,3 (635)	5,0 ± 0,2 (96)	4,4 ± 0,2 (70)	4,1 ± 0,4 (78)	18,5 ± 0,9 (370)	68,7***	-0,09
<i>Aphodius ghardimaouensis</i>			0,3 ± 0,1 (6)								8,1	-0,08
<i>Aphodius granarius</i>	2,0 ± 0,1 (36)	0,1 ± 0,02 (2)	0,5 ± 0,1 (11)			0,6 ± 0,1 (8)	0,3 ± 0,02 (6)			0,05 ± 0,01 (1)	42,4***	-0,23***
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0,05 ± 0,01 (1)		0,05 ± 0,01 (1)		0,05 ± 0,01 (1)						6,5	-0,11
<i>Aphodius leucopterus</i>		0,4 ± 0,05 (8)									46,6***	-0,19**
<i>Aphodius lividus</i>	0,05 ± 0,01 (1)	0,4 ± 0,05 (8)	0,2 ± 0,03 (4)			0,07 ± 0,02 (1)			0,05 ± 0,01 (1)		17,7*	-0,17*
<i>Aphodius longispina</i>	2,8 ± 0,2 (50)	0,5 ± 0,06 (10)									76,2***	-0,43***
<i>Aphodius lugens</i>		0,06 ± 0,01 (1)									9,1	-0,09
<i>Aphodius melanostictus</i>	0,5 ± 0,06 (9)	0,7 ± 0,1 (13)	10,7 ± 0,8 (215)	3.339,9 ± 251,8 (60.119)	2,8 ± 0,2 (57)	191,9 ± 16,0 (2.687)	17,6 ± 1,3 (335)	19,7 ± 1,9 (316)	314,7 ± 17,2 (5.980)	4,7 ± 0,6 (94)	28,9***	0,15*
<i>Aphodius moraguesi</i>	137,2 ± 10,3 (2.469)		0,2 ± 0,04 (5)			0,2 ± 0,04 (3)				2,6 ± 0,2 (53)	57,4***	-0,03
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>		0,5 ± 0,07 (9)									27,6**	-0,16*
<i>Aphodius quadriguttatus</i>	0,2 ± 0,03 (4)										27,6**	-0,20**
<i>Aphodius satellitius</i>						0,07 ± 0,02 (1)	0,05 ± 0,01 (1)		0,05 ± 0,01 (1)		7,8	0,09
<i>Aphodius subterraneus</i>	0,3 ± 0,04 (5)		1,3 ± 0,1 (26)		0,1 ± 0,02 (2)	0,4 ± 0,04 (5)	0,1 ± 0,02 (2)		0,5 ± 0,08 (10)		33,8***	-0,21**

Tabla XXXVI. Número medio de individuos por trampa (+/- desviación estándar) de cada una de las especies de endocópridos para las diferentes localidades de colecta y número total de ejemplares colectados (entre paréntesis). Para cada localidad figura entre paréntesis si la colecta se realizó en biomas abiertos (pastizales, P) o cerrados (bosque, B). Tras la altitud, y también entre paréntesis, se incluye el número total de trampas de cada localidad. KW es el valor del test no paramétrico de Kruskal-Wallis, un análisis de varianza basado en el rango de las observaciones que permite estimar si las diferencias en el número de individuos por trampa difieren entre las localidades. El valor del índice de correlación no paramétrico de Spearman (r_s) entre la altitud y la abundancia media se incluye igualmente: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

Respecto a la distribución altitudinal (Tabla XXXVI) las especies de endocópridos parecen poseer preferencias altitudinales algo más marcadas. De las 15 especies con valores significativos del test de Kruskal-Wallis, *A. affinis* es la única con una marcada preferencia por las zonas más elevadas, mientras que *A. fimetarius*, *A. consputus* y *A. melanostictus* preferirían las localidades con altitudes intermedias, y *A. moraguesi*, *A. castaneus*, *A. granarius* y *A. longispina* las ubicadas a menor altitud dentro del rango examinado. Excepto en el caso de *A. melanostictus* (y parcialmente en el caso de *A. affinis*), todas las correlaciones significativas entre el número de individuos y la altitud son negativas, de modo que las mayores abundancias generalmente aparecen en las menores altitudes muestreadas.

El número medio de especies paracópridas presentes por localidad es 8,0 un 53% del total ($n = 20$). En cuanto al número de ejemplares, la abundancia máxima se colectó en las localidades forestales Tagounit (1.780 metros) y Ain-Kahla (2.043 m.).

La altitud es la variable con mayor capacidad explicativa sobre la variabilidad de la abundancia de los Escarabeidos endocópridos (en promedio un 29,6%), existiendo seis especies en las que esta variable es capaz de explicar más del 25% de la variación en la abundancia (Tabla XXXVII). La siguiente variable en capacidad explicativa es la estacion anual (en promedio un 20,6%) también con seis especies cuya variación en abundancia se explica en un porcentaje superior al 25% por esta variable. El tipo de hábitat es, de nuevo, la variable con menor capacidad explicativa (en promedio un 15,6%) existiendo tres especies cuya variación en abundancia puede ser explicada en mas de un 25%.

La abundancia de cuatro especies puede explicarse acudiendo principalmente a la altitud (*A. moraguesi*, *A. longispina*, *A. leucopterus* y *A. peyerimhoffi*), dos especies por la altitud y el período estacional (*A. castaneus* y *A. granarius*), tres más principalmente mediante el hábitat y el período estacional (*A. consputus*, *A. melanostictus* y *A. affinis*) y dos mediante el período estacional (*A. lividus* y *A. subterraneus*). Para el resto de las especies, estas variables poseen una escasa capacidad explicativa (Tabla XXXVII).

	Período	Hábitat	Altitud	Nº Loc	N
<i>Aphodius affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>	27,5%	38,4%	7,8%	10	30762
<i>Aphodius castaneus</i>	24,9%	16,0%	32,7%	7	195
<i>Aphodius consputus</i>	27,6%	35,9%	22,5%	3	115
<i>Aphodius elevatus</i>	0,8%	0,2%	9,2%	2	11
<i>Aphodius fimetarius</i>	0,1%	8,9%	1,7%	10	2151
<i>Aphodius granarius</i>	20,3%	16,1%	26,5%	6	64
<i>Aphodius leucopterus</i>	19,4%	10,0%	62,3%	1	8
<i>Aphodius lividus</i>	23,2%	5,9%	12,1%	5	15
<i>Aphodius longispina</i>	26,1%	13,5%	66,4%	2	60
<i>Aphodius melanostictus</i>	25,5%	35,2%	14,4%	10	69825
<i>Aphodius moraguesi</i>	21,2%	12,0%	69,5%	4	2530
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	15,9%	9,1%	56,6%	1	9
<i>Aphodius subterraneus</i>	34,7%	1,4%	2,7%	6	59

Tabla XXXVII. Porcentajes de variabilidad que son capaces de explicar los diferentes tipos de variables consideradas en el caso de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos endocópridos con más de 6 individuos colectados. Se presenta también la abundancia total de estas especies (N), así como el número de localidades en que se han colectado (Nº Loc). Estas estimas se han realizado usando Modelos Lineales Generalizados (ver métodos).

5.7.- Variación altitudinal general

5.7.1.- Riqueza de especies, abundancia y altitud

Considerando todo el conjunto de la fauna de *Scarabaeoidea* capturada se observa que, tanto la abundancia como la riqueza por trampa, difieren entre las distintas localidades de colecta (test de Kruskal-Wallis; $KW = 99,41$, $p < 0.0001$ y $KW = 62,48$, $p = 0,0001$, respectivamente). En las localidades forestales la abundancia por trampa no es significativamente diferente a la existente en las localidades situadas en biomas abiertos (test de Mann-Whitney, $MW = 3087$, $p = 0,15$), aunque la localidad en la que se colectó un mayor número de individuos (Tagounit) correspondía a un bosque de cedros y encinas (ver Fig.170). Por el contrario, la riqueza de especies por trampa fue significativamente menor en las zonas forestales ($MW = 2266$, $p < 0,0001$, $N1 = 125$, $N2 = 57$; ver Fig.171), evidenciando que las comunidades de medios boscosos están dominadas por la presencia de dos especies otoñales (*Aphodius melanostictus* y *A. affinis*), que llegan a suponer el 98% del total de ejemplares colectado anualmente.

	especies por trampa	especies por localidad	Riqueza total
<i>Scarabaeidae</i>	6.50 ± 0.66	16.6 ± 2.62	27
<i>Aphodiidae</i>	3.06 ± 0.28	8.1 ± 2.09	20
<i>Geotrupidae</i>	0.70 ± 0.15	2.3 ± 0.48	3

Tabla XXXVIII.- Número medio de especies por trampa (\pm intervalo confianza al 95%), por localidad y número total de especies colectado en la región para cada una de las tres familias de *Scarabaeoidea* coprófagos.

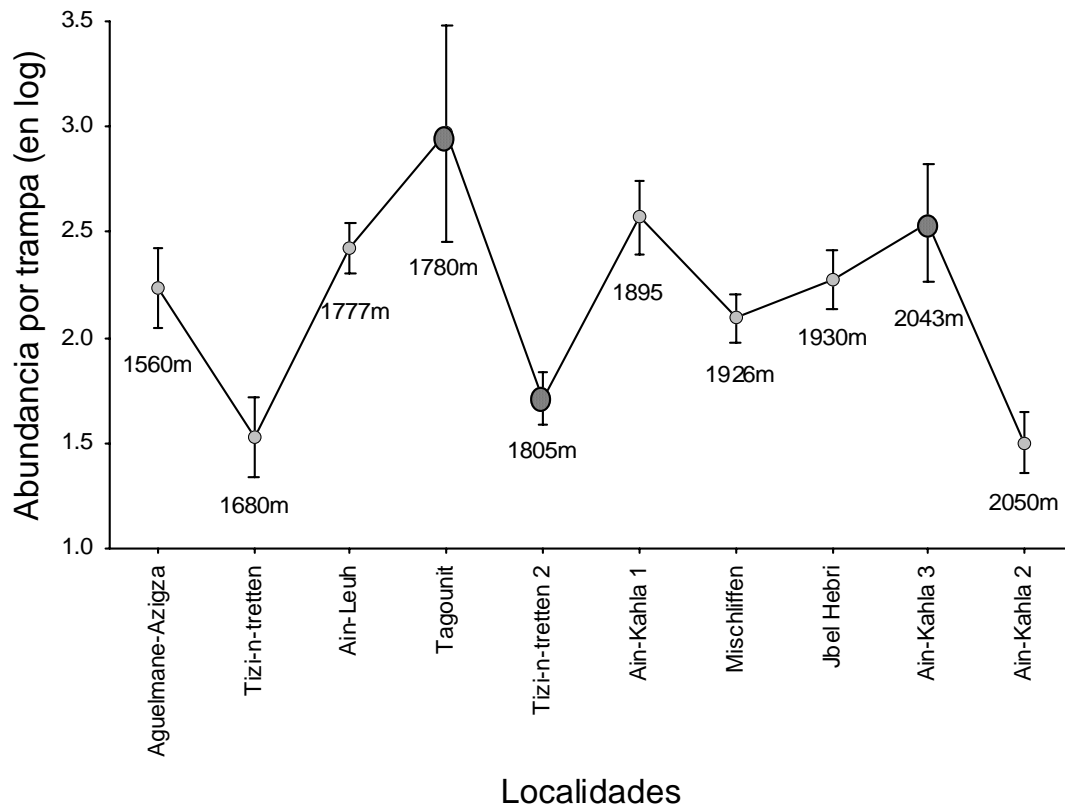


Fig. 170. Variación de la abundancia media por trampa (\pm intervalo confianza al 95%) entre las distintas localidades de colecta. Las tres localidades señaladas con los puntos más grandes corresponden a zonas forestales.

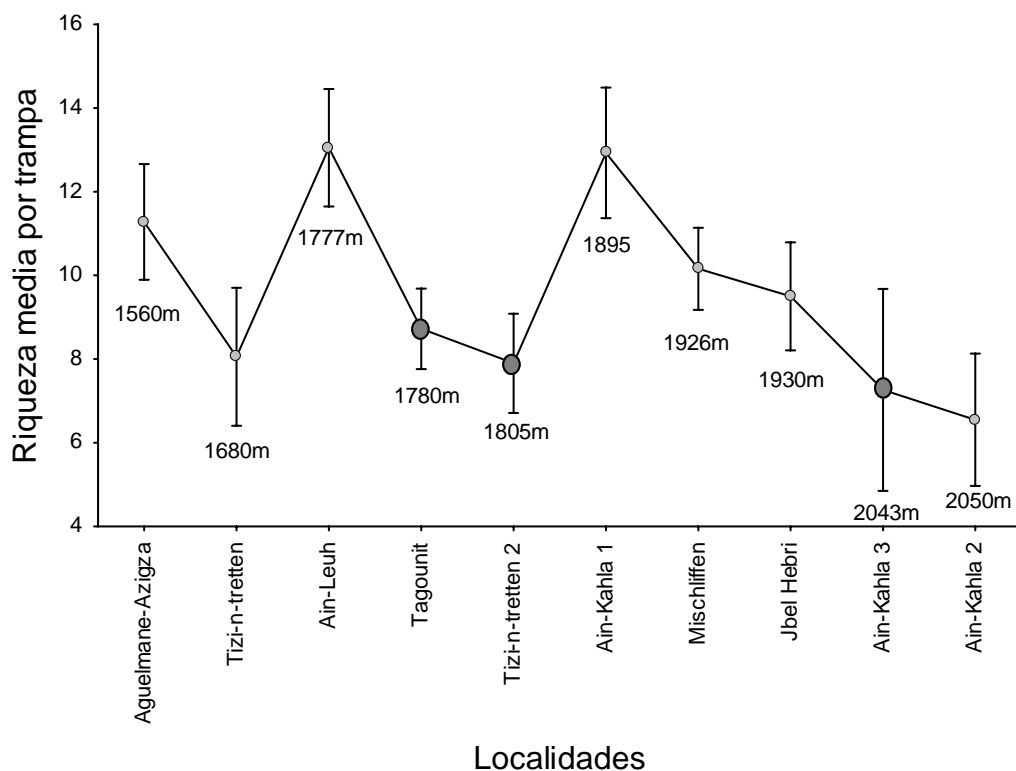


Fig. 171. Variación de la riqueza media por trampa (\pm intervalo confianza al 95%) entre las distintas localidades de colecta. Las tres localidades señaladas con los puntos más grandes corresponden a zonas forestales.

De este modo, las localidades forestales poseen comunidades con una riqueza local menor (Anexo VI) pero en las que algunas especies son capaces de albergar poblaciones numerosas. Si se excluyen las localidades forestales, se observa que: i) las comunidades con mayores poblaciones son también las que poseen un número mayor de especies (Fig.172) y ii) la riqueza por trampa disminuye con la altitud a partir de los 1.900 metros, aunque esa tendencia difiera entre los principales grupos taxonómicos (Fig.173).

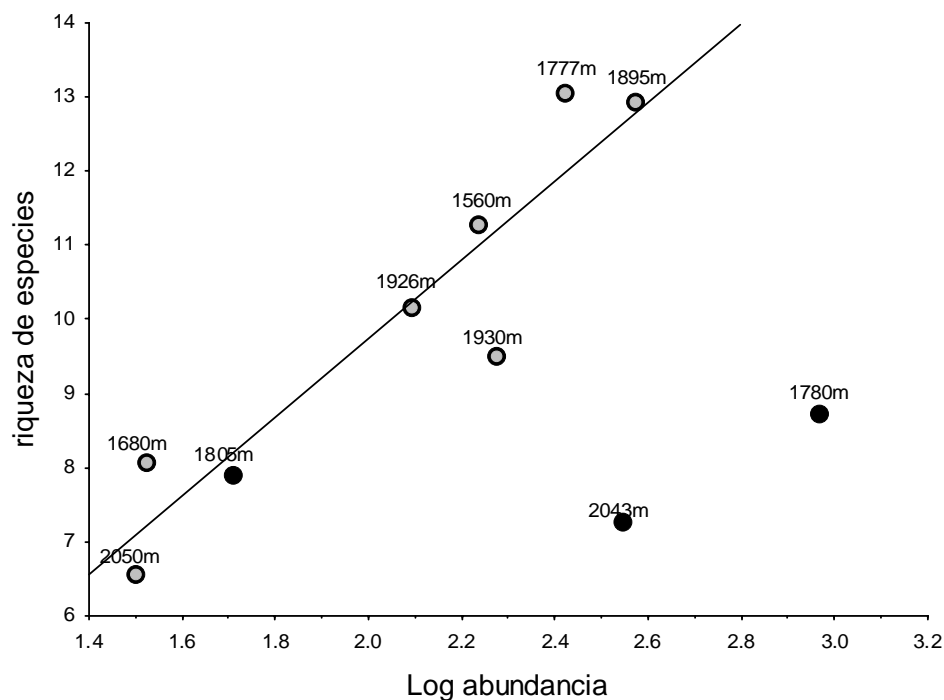


Fig. 172. Relación entre la abundancia y la riqueza medias por trampa (en escala logarítmica) entre las distintas localidades de colecta. Los puntos negros corresponden a localidades forestales.

Existe una correlación negativa entre la riqueza por trampa de los dos principales grupos taxonómicos (Escarabeidos y Afodinos; $r_s = -0,256$, $p = 0,004$; $n = 125$), de modo que cuanto mayor es el número de especies de Escarabeidos menor es el de Afodinos. Ello se debe a que la riqueza de Escarabeidos disminuye con la altura en los sitios sin cobertura forestal a partir de los 1.800 metros, pero no en el caso de los Afodinos (Fig.173), dando lugar a un mayor peso comparativo de este último grupo en las comunidades coprófagas de altura.

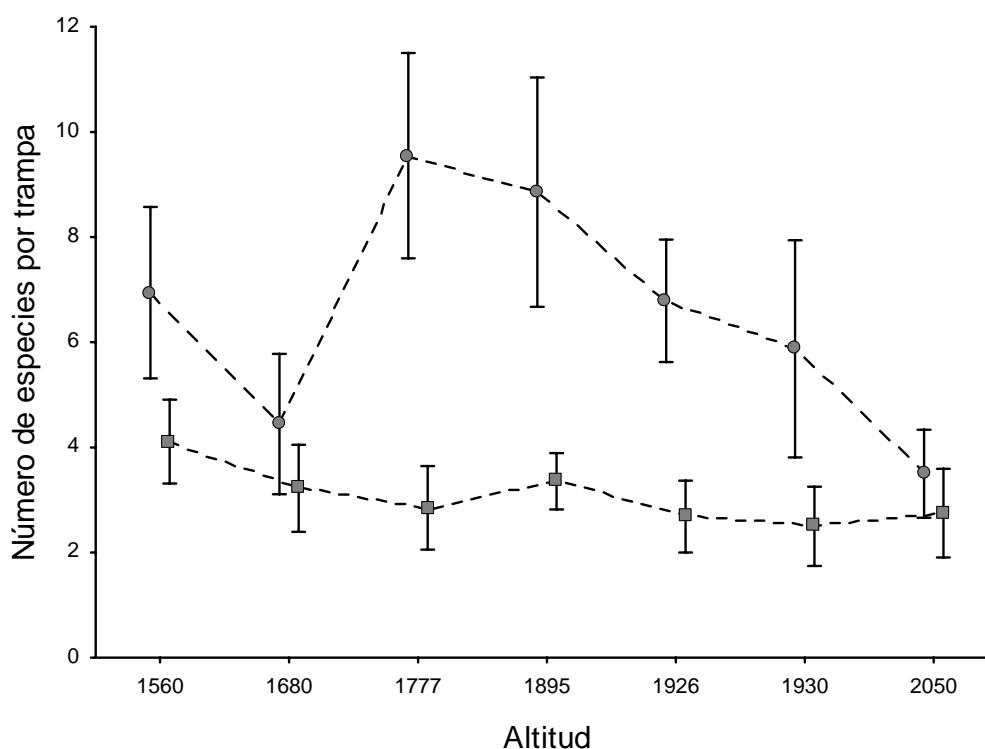


Fig. 173. Variación de la riqueza media por trampa (\pm intervalo confianza al 95%) entre las distintas localidades de colecta excluyendo las tres situadas en ambientes forestales. Los Escarabeidos se representan con círculos mientras que los Afodinos se representan con cuadrados.

5.7.2.- Composición y relevo altitudinal

En cada trampa se colectó, en promedio, el 24% del total de especies de Escarabeidos recogidas en el área de estudio y el 15% de las especies de Afodinos, mientras que en cada localidad se obtuvo el 61% y el 41% del total de especies de Escarabeidos y Afodinos, respectivamente (ver Tabla XXXVIII). Ello significa que el inventario de cualquier trampa o localidad constituye un muestra mucho más representativa de las especies que habitan la región en el caso de los Escarabeidos y, también, que las especies de *Aphodiidae* son las principales responsables del reemplazo faunístico entre comunidades locales. Estas diferencias en la riqueza media de especies por trampa, entre ambas familias, se repiten en siete de las diez localidades de colecta (Tabla XXXIX), siendo siempre superiores en el caso de los Escarabeidos.

Localidad	Altitud	Hábitat	S _{SCAR}	S _{APHO}	SL _{SCAR}	SL _{APHO}	MW	p
Aguelmane-Azigza	1560	pastizal	6.94	4.11	23	11	81	0.01
Tizi-n-tretten	1680	pastizal	4.44	3.22	16	13	122	NS
Ain-Leuh	1777	pastizal	9.55	2.85	20	10	14	<0.00001
Ain-Kahla 1	1895	pastizal	8.86	3.36	20	10	2	<0.00001
Mischliffen	1926	pastizal	6.79	2.68	15	7	27	0.00002
Jbel Hebri	1930	pastizal	5.88	2.50	17	4	62	0.01
Ain-Kahla 2	2050	pastizal	3.50	2.75	11	8	121	NS
Tagounit	1780	bosque	5.05	2.44	12	4	58	0.0004
Tizi-n-tretten2	1805	bosque	4.90	2.30	16	7	95	0.04
Ain-Kahla 3	2043	bosque	4.89	1.79	16	7	161	NS

Tabla XXXIX.- Número medio de especies por trampa de Scarabaeidae (S_{SCAR}) y Aphodiidae (S_{APHO}) y número total de especies en cada localidad de colecta (SL_{SCAR} y SL_{APHO}) diferenciado. Para cada localidad se examinó si la riqueza media por trampa difería entre ambas familias mediante un test de Mann-Whitney (MW).

Los análisis de ANOSIM, realizados directamente sobre la matriz de similitud, muestran que el período de colecta (primavera u otoño) afecta a la similitud de los inventarios encontrados ($Global-R = 0,685$; ninguna de las permutaciones realizadas sobre la matriz original posee un valor de R superior), pero que las similitudes faunísticas entre los inventarios de las localidades forestales no difieren, significativamente, de las existentes entre las localidades de biomas abiertos ($Global-R = 0,121$; el 30% de las permutaciones poseen un valor de R superior).

Sin embargo, la composición entre las localidades de colecta si difiere significativamente según la altitud, de modo que pueden distinguirse tres conjuntos de localidades (Fig.174): uno constituido por la localidad situada a mayor altitud (Ain-Kahla 2, 2.050 m), otro constituido por las dos localidades ubicadas por debajo de los 1.700 metros (Aguelmane-Azigza y Tizi-n-tretten), y un tercero con el resto las localidades ($Global-R = 0,816$; sólo el 2% de las permutaciones poseen un valor de R superior). La localidad forestal a mayor altitud (Ain-Kahla3, 2.043 m) poseería una composición más parecida a la existente en aquellas localidades situadas a menor altitud.

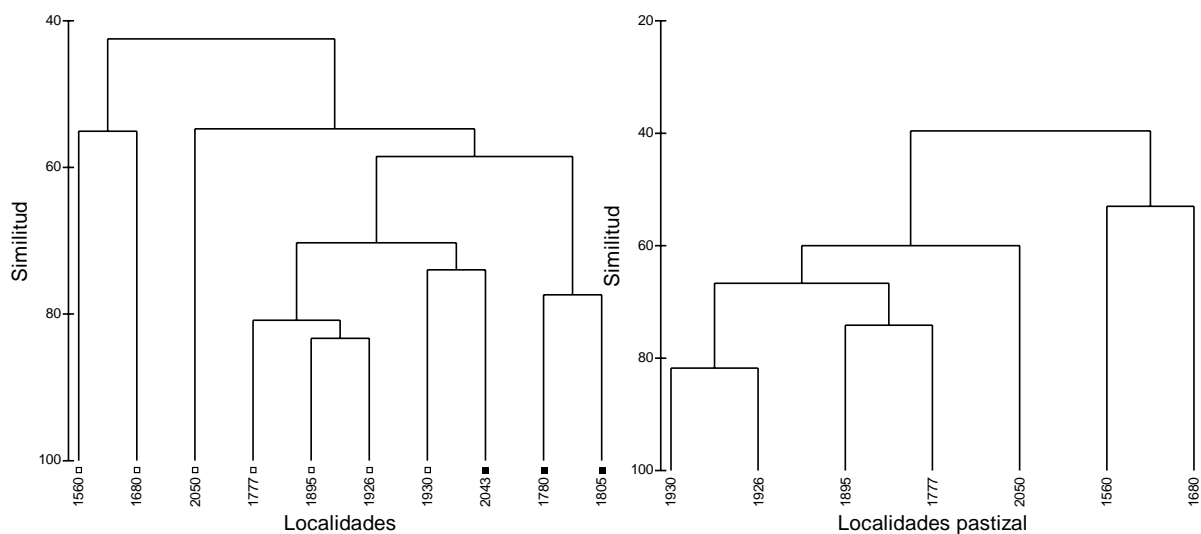


Fig. 174. Dendogramas que muestran la similitud faunística entre los inventarios de las distintas localidades de colecta. La matriz triangular de similitud utilizó el índice de similitud de Bray Curtis calculado sobre el logaritmo de los valores de abundancia, mientras que el método de agrupamiento fué el de unión completa (“complete linkage”). Las localidades se identifican por su altitud, representándose las localidades forestales mediante cuadrados negros. A la derecha se presenta el dendograma omitiendo las localidades forestales.

5.7.3.- Comparación con otras localidades

Según el reciente catalogo de Löbl y Smetana (2006), Marruecos albergaría 106 especies de *Aphodiinae*, 16 de *Geotrupinae* y 47 de *Scarabaeinae* (Tabla XL). Hemos recopilado la información faunística existente en 13 localidades muestreadas por otros autores mediante trampeos similares a los acometidos en este trabajo (entre 15 y 39 trampas de caída). Dichos estudios han sido realizados sobre un período anual completo y suponen estimas de la diversidad biológica que puede obtenerse en una localidad que, podría estimarse, posee una superficie aproximada de 0,1 km² (ver Fig.175).

codigo	Localidad	Autor
1	Sidi-Issa	Aziz, 1995
2	Aïn-Chgang	Fatima, 1995
3	Karia	Janati-idrissi <i>et al.</i> , 1999
4	Fès-Saïs	Janati-idrissi <i>et al.</i> , 1999
5	Elhajeb	Janati-idrissi <i>et al.</i> , 1999
6	Ifrane	Janati-idrissi <i>et al.</i> , 1999
7	Missour	Janati-idrissi <i>et al.</i> , 1999
8	Moulay Bouselham	Haloti <i>et al.</i> , 2006
9	Souk El Arbaa	Haloti <i>et al.</i> , 2006
10	Sidi Kacem	Haloti <i>et al.</i> , 2006
11	Ouezzane	Haloti <i>et al.</i> , 2006
12	Bab Taza	Haloti <i>et al.</i> , 2006
13	Aîn-Kerma	Kadiri, 1989
14	Aguelmane-Azigza	presente estudio
15	Ain-Kahla 1	presente estudio
16	Ain-Kahla2	presente estudio
17	Ain-Kahla3	presente estudio
18	Ain-Leuh	presente estudio
19	Jbel Hebri	presente estudio
20	Mischliffen	presente estudio
21	Tagounit	presente estudio
22	Tizi-n-tretten1	presente estudio
23	Tizi-n-tretten2	presente estudio

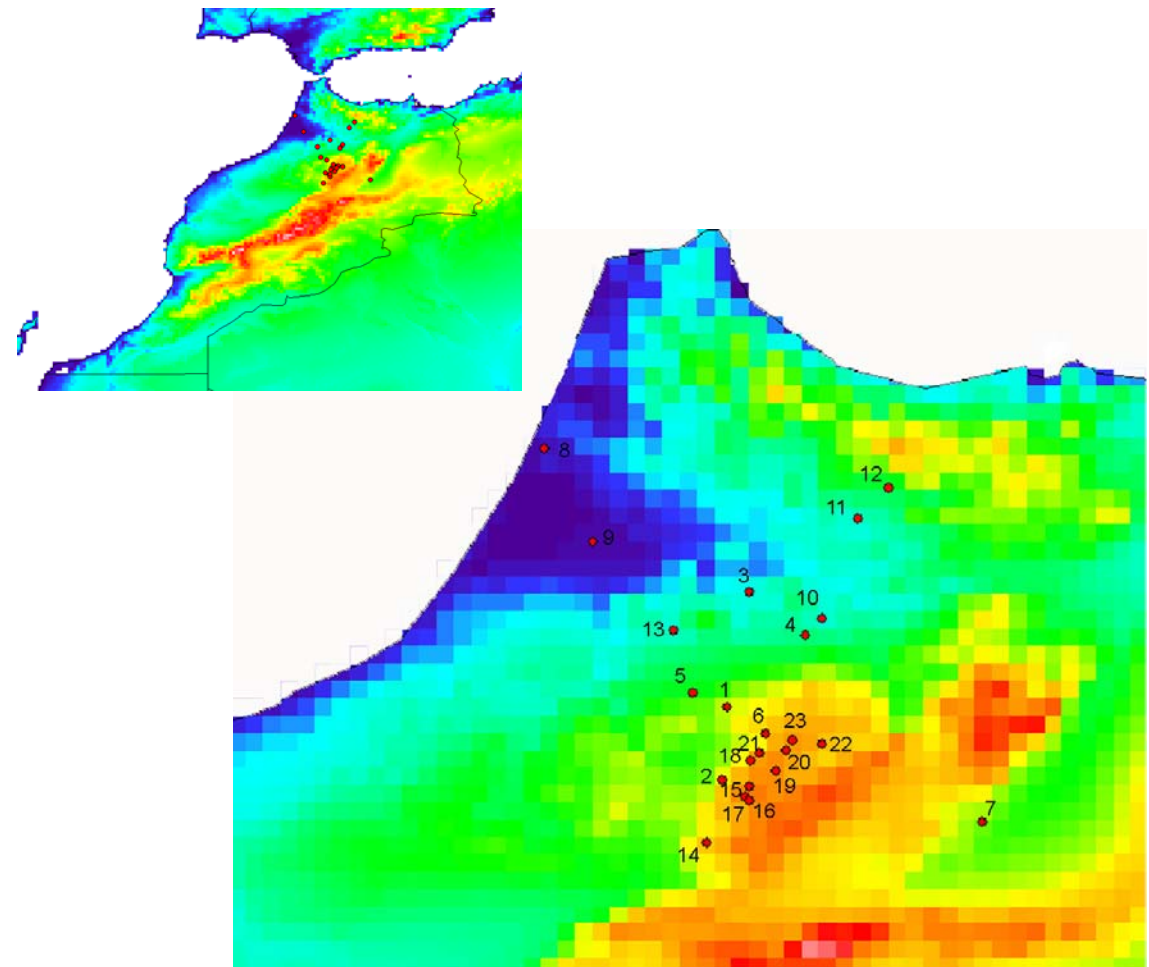


Fig. 175. Localidades de colecta marroquíes en las que se ha efectuado un muestreo anual ($n = 13$) y procedencia de la información. Los mapas a la derecha muestran la ubicación general de estas localidades según el código representado en la tabla adjunta sobre un mapa de altitudes.

codigo de la localidad

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Aphodiinae																							
<i>Aphodius (Acanthobodilus) immundus</i> Creutzer, 1799	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Acrossus) luridus</i> Fabricius, 1775	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Acrossus) tingitanus</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Agrilinus) ibericus</i> Harold, 1874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Athermodontus) ambrosi</i> Pardo Alcaide, 1936	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Alocoderus) carinifrons</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	42	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Alocoderus) hydrochaeris</i> Fabricius, 1798	0	0	0	0	0	0	0	8	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Alocoderus) mineti</i> Clément, 1981	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) amplicollis</i> Peyerimhoff, 1939	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) dentatus</i> Schmidt, 1980	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) elevatus</i> Olivier, 1789	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	4
<i>A. (Ammonoecius) felscheanus</i> Reitter, 1904	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) franzi</i> Petrovitz, 1964	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) frigidus</i> Brisout, 1866	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) lusitanicus</i> Erichson, 1848	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Ammonoecius) numidicus</i> Mulsant, 1851	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Anomius) baeticus</i> Mulsant & Rey, 1870	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Anomius) castaneus</i> Illiger, 1803	3300	5230	140	5222	5114	4308	0	45	283	74	3	8	0	118	12	5	0	31	10	8	0	11	0
<i>A. (Anomius) hamricola</i> Clément, 1928	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Anomius) peyerimhoffi</i> Théry, 1925	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0
<i>A. (Anomius) permixtus</i> Clément & Petrovitz, 1971	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Anomius) petrovitzi</i> Clément, 1962	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Anomius) segonzaci</i> Bedel, 1904	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Aphodius) fimetarius</i> Linnaeus, 1758	14	0	17	0	4	18	3	69	11	5	5	72	0	338	635	370	78	87	70	96	105	221	151
<i>A. (Aphodius) foetidus</i> Herbst, 1783	57	0	8	0	5	87	1	8	56	219	22	189	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Biralus) satellitius</i> Herbst, 1789	9	0	0	0	2	13	0	0	0	0	0	13	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>A. (Bodilus) apiceopacus</i> Petrovitz, 1959	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Bodilus) barbarus</i> Fairmaire, 1860	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
<i>A. (Bodilus) beduinus</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Bodilus) ictericus ghardimaouensis</i> Balthasar, 1929	76	19	61	19	2	77	1	4	71	43	5	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
<i>A. (Bodilus) longispina</i> Küster, 1854	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	10	0

	codigo de la localidad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
A. (<i>Bodilus</i>) <i>lugens</i> Creutzer, 1799		154	63	171	65	333	154	563	48	822	539	110	8	40	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
A. (<i>Bodilus</i>) <i>wollastoni wollastoni</i> Harold, 1862		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Calamosternus</i>) <i>granarius</i> Linnaeus, 1767		0	0	0	0	0	0	0	6	55	29	162	0	2	36	8	1	0	11	0	6	0	2	0
A. (<i>Calamosternus</i>) <i>algericus</i> Mariani & Pittino, 1983		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Calamosternus</i>) <i>mayeri</i> Pilleri, 1953		0	0	73	38	11	49	8	0	31	75	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Calamosternus</i>) <i>unicolor</i> Olivier, 1789		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Chilothorax</i>) <i>lineolatus</i> Illiger, 1803		45	9	3	9	77	33	3	478	332	207	71	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Chilothorax</i>) <i>exclamationis</i> Motschulsky, 1849		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Chilothorax</i>) <i>hieroglyphicus</i> Klug, 1845		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Chilothorax</i>) <i>melanostictus</i> Schmidt, 1840		0	0	0	0	1	0	75	0	0	0	0	0	15	9	2687	94	5980	215	316	335	60119	13	57
A. (<i>Chilothorax</i>) <i>naevuliger</i> Reitter, 1894		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Chilothorax</i>) <i>paykulli</i> Bedel, 1907		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Colobopterus</i>) <i>erraticus</i> Linnaeus, 1758		51	2	60	3	5	51	2	5	33	2	21	7	1	0	3	0	2	0	0	0	0	1	0
A. (<i>Erytus</i>) <i>cognatus</i> Fairmaire, 1860		0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Erytus</i>) <i>opacior</i> Koshantschikov, 1894		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Erytus</i>) <i>pruinus</i> Reitter, 1892		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Esymus</i>) <i>helenaeliviae</i> Dellacasa & Pittino, 1985		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Esymus</i>) <i>merdarius</i> Fabricius, 1775		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Esymus</i>) <i>sicardi</i> Reitter, 1892		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Eudolus</i>) <i>quadriguttatus</i> Herbst, 1783		32	139	140	151	36	59	0	0	10	14	6	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Euorodalus</i>) <i>boiteli</i> Théry, 1918		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Euorodalus</i>) <i>tersus</i> Erichson, 1848		13	21	97	31	162	13	0	144	3	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Eupleurus</i>) <i>subaterraneus</i> Linnaeus, 1758		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	0	10	26	0	2	0	9	2
A. (<i>Labarrus</i>) <i>lividus</i> Olivier, 1789		0	0	7	0	0	0	0	138	246	196	17	0	0	1	1	0	1	4	0	0	0	8	0
A. (<i>Mecynodes</i>) <i>striatulus</i> Waltl, 1835		79	94	8	96	59	457	0	63	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Mecynodes</i>) <i>leucopterus</i> Klug, 1845		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
A. (<i>Megatelus</i>) <i>contractus</i> Klug, 1845		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Melinopterus</i>) <i>abeillei</i> Sietti, 1903		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Melinopterus</i>) <i>consputus</i> Creutzer, 1799		0	0	0	0	0	0	3	247	11	0	676	44	0	0	0	5	0	0	0	0	63	0	45
A. (<i>Melinopterus</i>) <i>prodromus</i> Brahm, 1790		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Melinopterus</i>) <i>punctatosulcatus</i> Sturm, 1805		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. (<i>Melinopterus</i>) <i>sphacelatus</i> Panzer, 1798		0	0	0	0	0	0	0	11	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	codigo de la localidad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>A. (Melinopterus) tingens</i> Reitter, 1892		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Mendidaphodius) paganettii</i> Petrovitz, 1963		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Nialosternus) sitiphoides</i> d'Orbigny, 1896		59	168	14	267	17	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Mendidius) granulifrons</i> Fairmaire, 1883		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Mendidius) palmenticolus</i> Karsch, 1881		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Nialus) varians</i> Mulsant & Rey, 1870		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Nimbus) anyerae</i> Ruiz, 1998		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Nimbus) affinis dorbignyi</i> Clouët, 1896		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	968	33	4978	55	299	165	24174	13	65
<i>A. (Nobius) bonnairei</i> Reitter, 1892		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Otophorus) haemorrhoidalis</i> Linnaeus, 1758		0	0	0	0	0	0	0	10	1	0	100	77	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>A. (Phalacronotus) biguttatus</i> Germar, 1824		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Phalacronotus) quadrimaculatus</i> Linnaeus, 1761		292	44	3	54	26	339	0	0	3	56	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Plagiogonus) esymoides</i> Reitter, 1892		5	37	57	51	15	6	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Plagiogonus) nanus</i> Fairmaire, 1860		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Pseudacrossus) cribricollis</i> Lucas, 1846		745	827	120	1136	204	1086	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Pseudacrossus) moraguesi</i> Baraud, 1978		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2469	3	53	0	5	0	0	0	0	0
<i>A. (Pseudacrossus) sharpi</i> Harold, 1874		0	0	0	0	0	0	0	0	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Pseuderytus) chobauti</i> Clouët, 1896		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Pseudesymus) lucidus</i> Klug, 1845		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Sitiphus) sefrensis</i> Petrovitz, 1958		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Subrinus) sturmi</i> Harold, 1870		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Subrinus) vitellinus</i> Klug, 1845		0	0	0	0	0	0	1	1180	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Trichonotulus) scrofa</i> Fabricius, 1787		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. (Volinus) sesquivittatus</i> Fairmaire, 1883		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euheptaulacus atlantis</i> Peyerimhoff, 1925		0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. nemethi</i> Théry, 1925		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heptaulacus brancoi</i> Baraud, 1976		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Didactylia clementi</i> Peyerimhoff, 1929		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brindalus porricollis</i> Illiger, 1803		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. rotundipennis</i> Reitter, 1892		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bordatius tingitanus</i> Pittino & Mariani, 1986		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pararhysssemus coluber</i> Mayet, 1887		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	codigo de la localidad																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Platytomus tibialis</i> Fabricius, 1798	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhyssmodes orientalis</i> Mulsant & Godart, 1875	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. algiricus</i> Lucas, 1846	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. germanus</i> Linnaeus, 1767	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. plicatus</i> Germar, 1817	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. sulcatus</i> Olivier, 1789	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. parallelus</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pleurophorus opacus</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. mediterranicus</i> Pittino & Mariani, 1986	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. maghrebinicus</i> Pittino & Mariani, 1986	32	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. caesus</i> Creutzer, 1796	0	0	2	0	1	0	0	6	40	3	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geotrupinae																							
<i>Ceratophyus hoffmannseggii</i> Fairmaire, 1856	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Allotrupes mandibulares</i> Reitter, 1896	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thorectes armifrons</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	18	7	51	15	38	1	26
<i>T. coiffaiti</i> Baraud, 1969	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. coloni</i> Ruiz, 1998	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. distinctus</i> Marseul, 1878	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. variolipennis</i> Marseul, 1876	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. marginatus</i> Poirer, 1787	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. rugatulus</i> Jekel, 1866	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. puncticollis</i> Lucas, 1845	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. laevigatus</i> Fabricius, 1798	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. trituberculatus</i> Reitter, 1892	345	32	0	38	5	387	0	0	0	79	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Typhoeus typhaeoides</i> Fairmaire, 1852	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. typhoeus</i> Linnaeus, 1758	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sericotrupes niger</i> Marsham, 1802	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	12	4	3	6	2	6	57	0	7
<i>Stereopyge douei</i> Gory, 1841	8	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	16	1	0	28	0
Scarabaeinae																							
<i>Gymnopleurus flagellatus</i> Fabricius, 1787	25	803	24	1083	206	28	15	1	8	19	0	22	56	1	1	0	0	17	11	2	0	9	0
<i>Gymnopleurus sturmi</i> MacLeay, 1821	29	11515	1105	13723	234	21	0	8	10295	1347	9885	2565	686	12	4	0	6	11	1	3	0	1	0
<i>Scarabaeus cristatus</i> Fabricius, 1775	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	codigo de la localidad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>S. cicatricosus</i> Lucas, 1846		0	0	0	0	0	0	0	214	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. laticollis</i> Linnaeus, 1767		310	19	0	30	2	393	39	0	0	40	0	1	0	1	599	88	41	2026	2026	816	278	326	111
<i>S. puncticollis</i> Latreille, 1819		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. semipunctatus</i> Fabricius, 1792		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. sacer</i> Linnaeus, 1758		0	8	1	9	52	0	37	44	0	3	0	0	0	5	0	0	0	7	4	0	0	0	0
<i>S. bannuensis</i> Janssens, 1940		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. aegyptiacus</i> Stolfi, 1938		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. variolosus</i> Fabricius, 1787		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisyphus schaefferi</i> Linnaeus, 1758		52	0	0	0	0	52	0	0	0	0	0	3	0	32	107	17	12	121	7	54	650	3	394
<i>Bubas bison</i> Linnaeus, 1767		34	17	9	24	20	40	5	35	179	54	142	37	2	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1
<i>B. bubaloides</i> Janssens, 1938		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Copris hispanus</i> Linnaeus, 1764		23	47	43	61	28	41	0	23	16	24	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caccobius schreberi</i> Linnaeus, 1767		197	14	149	35	440	199	0	4	5	0	244	321	0	3	29	2	25	6	5	0	3	1	6
<i>Cheironitis osiridis</i> Reiche, 1856		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ch. furcifer</i> Rossi, 1792		135	99	46	147	228	204	27	0	0	13	0	31	2	1	2	0	0	3	0	0	0	1	0
<i>Ch. hungaricus irroratus</i> Rossi, 1790		27	70	23	78	51	27	51	4	38	112	10	1	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onitis alexis</i> Balthasar, 1942		0	0	1	0	0	0	0	48	2	1	0	0	0	59	25	0	61	70	14	51	0	11	0
<i>O. belial</i> Fabricius, 1798		11	18	13	18	51	86	0	27	2	0	5	5	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	1
<i>O. ion</i> Olivier, 1789		0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	6	141	6	15	0	0	1	0	5	0	0	0	0
<i>O. numida numida</i> Laporte, 1840		144	48	19	66	182	219	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Euoniticellus fulvus</i> Goeze, 1777		34	2	56	5	91	35	0	444	128	1	688	209	0	15	40	0	31	57	2	22	1	2	1
<i>E. pallens</i> Olivier, 1789		0	0	373	1	1	0	0	142	10	2	643	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. pallipes</i> Fabricius, 1781		0	0	0	0	0	0	0	64	8	0	53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euonthophagus bedeli bedeli</i> Reitter, 1891		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. crocatus clementi</i> Baraud, 1960		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. crocatus crocatus</i> Mulsant & Godart, 1873		253	141	158	303	376	260	107	2	18	64	64	1071	175	550	375	33	235	561	126	136	4	26	24
<i>Onthophagus (Amphionthophagus) melitaeus</i> Fabricius, 1798		16	70	20	88	1	0	0	0	674	1386	15	134	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Eremonthophagus) sticticus</i> Harold, 1867		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Eremonthophagus) transcipicus</i> Köning, 1889		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Furconthophagus) furcatus</i> Fabricius, 1781		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Onthophagus) taurus</i> Schreber, 1759		7	4	247	7	114	7	3	2369	93	32	984	406	15	4	10	0	0	13	0	0	7	0	2
<i>O. (Palaeonthophagus) aerarius</i> Reitter, 1892		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

codigo de la localidad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>O. (Pal.) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i> Walth, 1835	461	146	0	222	463	622	680	15	0	12	1	0	8	50	200	2	245	563	284	355	10	47	13
<i>O. (Palaeonthophagus) latigena</i> d'Orbigny, 1897	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>O. (Palaeonthophagus) nebulosus</i> Reiche, 1864	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Palaeonthophagus) opacicolis</i> Reitter, 1892	165	13	2	22	0	165	18	26	0	0	0	637	2	120	269	21	7	167	45	82	168	19	27
<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i> Scriba, 1790	50	2	0	2	0	0	0	0	41	0	3	325	9	7	129	19	13	124	5	33	208	2	42
<i>O. (Palaeonthophagus) trigibber</i> Reitter, 1892	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i> Linnaeus, 1767	487	4	6	5	173	491	9	0	31	0	85	174	0	174	151	33	151	138	32	68	12	7	27
<i>O. (Parentius) atricapillus</i> d'Orbigny, 1908	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	209	15	11	2	42	0	14	0	0	2
<i>O. (Parentius) nigellus</i> Illiger, 1803	4	19	117	21	0	0	0	0	171	939	29	14	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. (Parentius) punctatus</i> Illiger, 1803	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i> Illiger, 1803	0	37	72	48	0	1	0	3	783	327	54	0	73	17	86	2	174	782	123	228	47	37	114
<i>O. (Trichonthopagus) maki</i> Illiger, 1803	297	131	17	171	9	538	36	786	0	22	71	141	0	13	108	1	160	853	94	207	54	45	107
Abundancia total	8078	19938	3483	23349	8824	10639	1691	6839	14561	5982	14278	6674	1277	4343	6493	803	12237	6020	3549	2708	85998	878	1231
Abundancia <i>Aphodiinae</i>	4963	6679	982	7142	6096	6809	663	2547	2054	1499	1262	431	73	3043	4323	568	11050	441	695	613	84461	311	325
Abundancia <i>Geotrupinae</i>	353	32	0	38	5	401	0	33	0	79	3	0	4	2	16	6	21	15	69	22	95	29	33
Abundancia <i>Scarabaeinae</i>	2762	13227	2501	16169	2723	3429	1028	4259	12507	4404	13013	6243	1200	1298	2154	229	1166	5564	2785	2073	1442	538	873
Riqueza total	40	36	39	37	41	37	24	40	40	38	35	32	28	35	33	21	25	33	24	25	18	31	25
Riqueza especies <i>Aphodiinae</i>	16	13	18	13	20	16	11	20	21	16	15	12	8	11	10	8	7	10	4	7	4	13	7
Riqueza especies <i>Geotrupinae</i>	2	1	0	1	1	2	0	1	0	1	1	0	2	1	3	2	2	3	3	3	2	2	2
Riqueza especies <i>Scarabaeinae</i>	22	22	21	23	20	19	13	19	19	21	19	20	18	23	20	11	16	20	17	15	12	16	16
% especies <i>Aphodiinae</i>	40	36	46	35	49	43	46	50	53	42	43	38	29	31	30	38	28	30	17	28	22	42	28
% especies <i>Scarabaeinae</i>	55	61	54	62	49	51	54	48	48	55	54	63	64	66	61	52	64	61	71	60	67	52	64

Tabla XL. Riqueza de especies y número de individuos según los distintos grupos taxonómicos y abundancia de cada una de las especies presentes en Marruecos según el catálogo de Löbl y Smetana (2006) en los trece estudios locales señalados en la Fig. 175 y en las diez localidades de colecta del presente trabajo.

La altitud de estas localidades está significativamente correlacionada de manera negativa con la temperatura media anual ($r_s = -0,81$; $p < 0,0001$) y, positivamente, con la precipitación total anual ($r_s = 0,78$; $p < 0,0001$), de modo que constituye una variable con capacidad para definir el gradiente ambiental que representan estos estudios. En el caso de los *Scarabaeinae*, la pendiente de regresión con la altitud es -0,23 especies cada 100 metros ($t = 2,53$; $p = 0,02$), mientras que en el caso de los *Aphodiinae* dicha pendiente es también negativa (-0,53 especies cada 100 metros; $t = 5,13$; $p < 0,0001$) pero significativamente menor ($F_{2, 42} = 17,09$; $p < 0,0001$; ver Fig.176). Así, la riqueza de especies disminuye con la altitud, pero esa disminución es mayor en el caso de los Afodinos, de modo que la proporción de *Scarabaeinae* sobre el total de especies es, incluso, mayor en las localidades ubicadas a mayor altitud (ver Tabla XL).

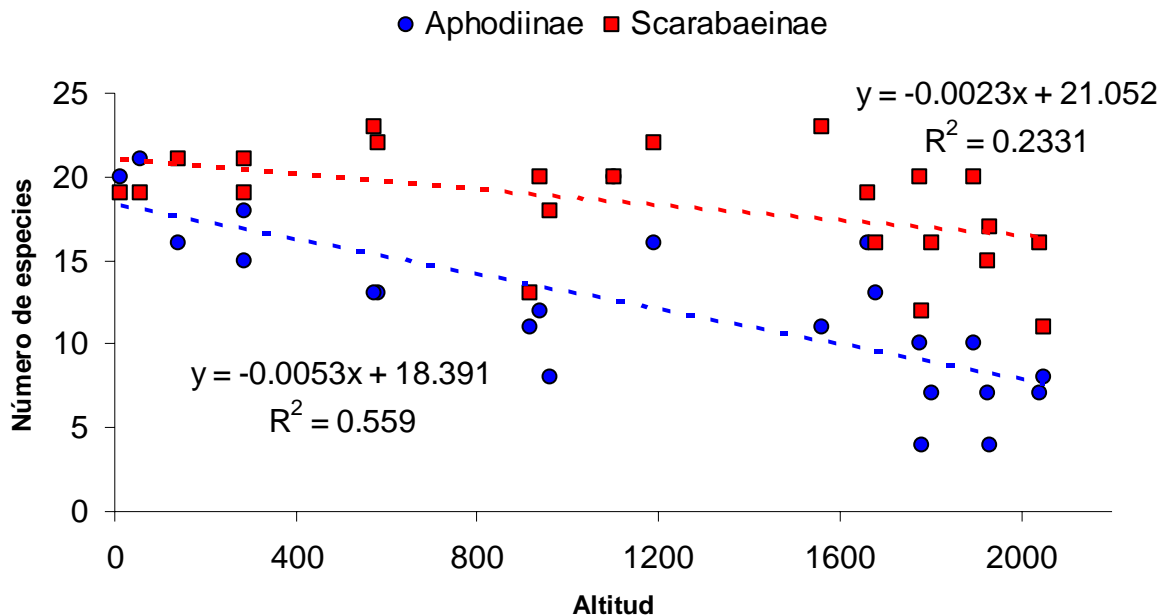


Fig. 176. Relación entre el número de especies pertenecientes a las subfamilias Aphodiinae y Scarabaeinae (encocópridos y paracópridos, respectivamente) y la altitud de las 23 localidades marroquíes analizadas (Tabla XL).

Pueden identificarse dos conjuntos de localidades de acuerdo a su composición ($Global-R = 0,79$; ninguna de las permutaciones poseen un valor de R superior). Estos dos conjuntos de localidades se agrupan siguiendo un gradiente noroeste-sureste claramente definido por la altitud (Fig.177). Si se dividen las localidades en dos grupos, por

debajo y por encima de los 1.500 metros de altitud, esta variable es capaz de explicar la matriz de similitud en la composición de las localidades ($Global-R = 0,71$; ninguna de las permutaciones poseen un valor de R superior). El conjunto de las localidades noroccidentales engloba un total de 123.922 ejemplares pertenecientes a 74 especies (35 *Aphodiinae* y 35 *Scarabaeinae*), mientras que el conjunto de localidades surorientales reúne un número similar de ejemplares (125.951) pero un menor número de especies (54 especies: 24 *Aphodiinae* y 27 *Scarabaeinae*). *Gymnopleurus sturmi* y *Aphodius castaneus* son las especies del primer conjunto con un número de individuos colectados superior al 10% del total (41 % y 19%, respectivamente), mientras que *Aphodius melanostictus* y *A. affinis* ssp. *dorbignyi* (55% y 24%) parecen ser las especies más abundantes en el segundo conjunto de localidades.

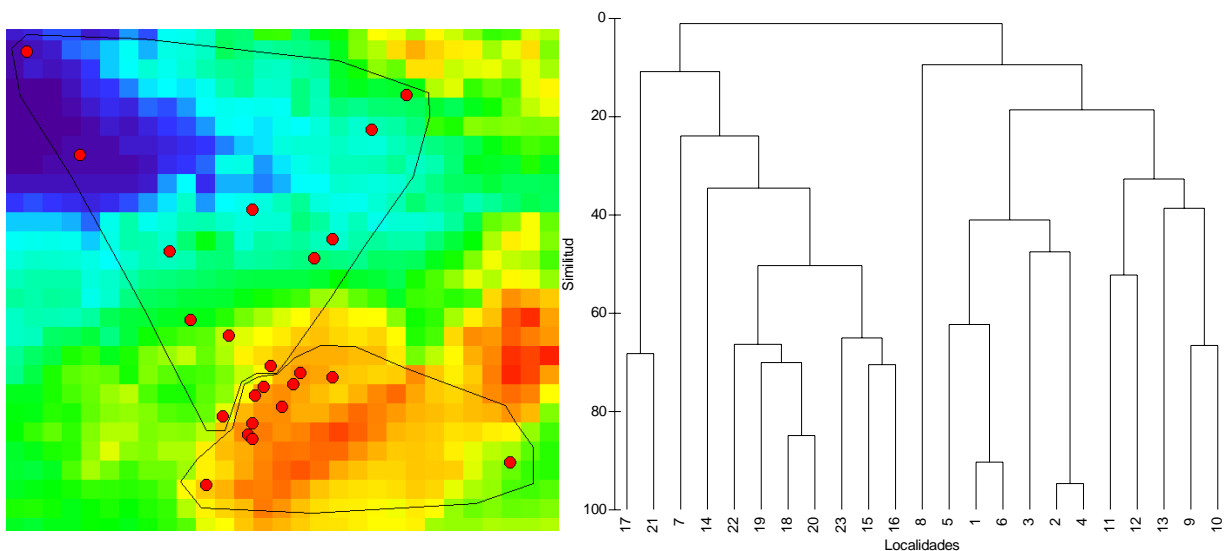


Fig. 177. Dendrograma que muestra la similitud faunística entre los inventarios de las 23 localidades marroquíes consideradas (ver Tabla XL) La matriz triangular de similitud utilizó el índice de similitud de Bray Curtis calculado sobre el logaritmo de los valores de abundancia tras estandarizar éstos por el total, mientras que el método de agrupamiento fué el de unión completa (“complete linkage”). Las localidades se identifican por el código establecido en la Tabla XL. El mapa agrupa los dos principales conjuntos de localidades identificados en el análisis de agrupamiento.

6.- CONCLUSIONES

6.1.- Escarabeidos telecópridos

Con 5 especies y 7.804 ejemplares registrados, los *Scarabaeidae* telecópridos apenas representan un 9,80 % del número total de especies ($n = 51$) y un 6,28 % del total de ejemplares inventariados ($n = 124.270$). Sin embargo, en términos de biomasa, los rodadores constituyen el grupo dominante, con sus 1.149,298 gramos: un 59,72 % del peso seco total ($n = 1.924,395$). Lo que constituye un indicador de la excelente conservación de la fauna coprófaga en el área de estudio, en comparación con la regresión que la misma ha sufrido en los últimos cincuenta años en la Península Ibérica.

Tanto la altitud (Fig.178), como el tipo general de hábitat (Fig.179) o la estación del año (Fig.180) afectan a la presencia y abundancia de las especies de Escarabeidos telecópridos del Medio Atlas. Por lo que se refiere a la estacionalidad hay dos especies propias del otoño (*Scarabaeus laticollis* y *Sisyphus schaefferi*), dos de la primavera (*Gymnopleurus flagellatus* y *Gymnopleurus sturmi*) y una sin predilección por ninguno de los dos periodos (*Scarabaeus sacer*). En relación al hábitat, sólo *Sisyphus schaefferi* parece preferir las zonas boscosas, siendo el resto de las especies propias de los medios desprovistos de cobertura arbórea.

La distribución altitudinal de los cinco rodadores registrados refleja, en general, un rango más amplio que el presentado por las mismas especies en la Península Ibérica. En general, las especies muestran preferencia por las zonas de menor o mediana altitud, siendo significativa la ausencia de poblaciones importantes de rodadores en las cotas de mayor altura. Respecto a la altitud, si bien el número de especies tiende a disminuir cuanto mayor es la cota, en general no se observan variaciones bruscas. El número medio de especies telecópridas presentes por localidad es 3,5, un 70 % del total ($n = 5$). En cuanto al número de ejemplares, es máximo en los pastizales de Ain-Leuh (1.777 metros) y Jbel Hebri (1.930 m.): Fig.178.

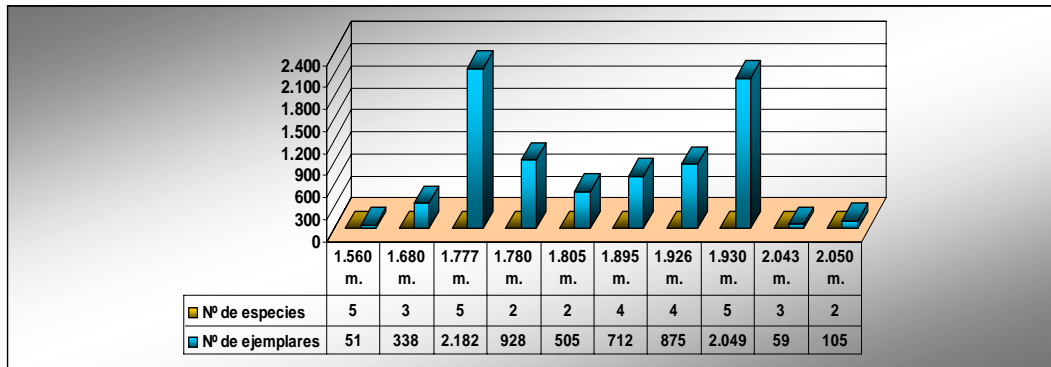


Fig. 178. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos telecópridos, según cotas altitudinales.

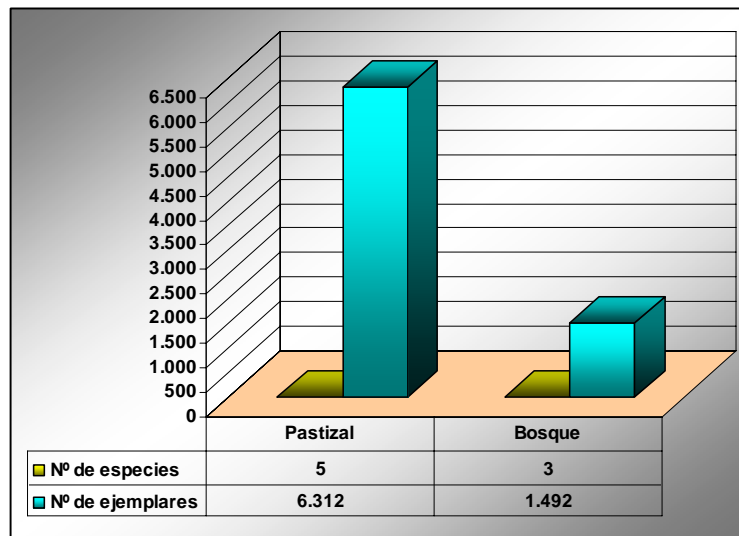


Fig. 179. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos telecópridos, según tipo de hábitat (abierto o cerrado).

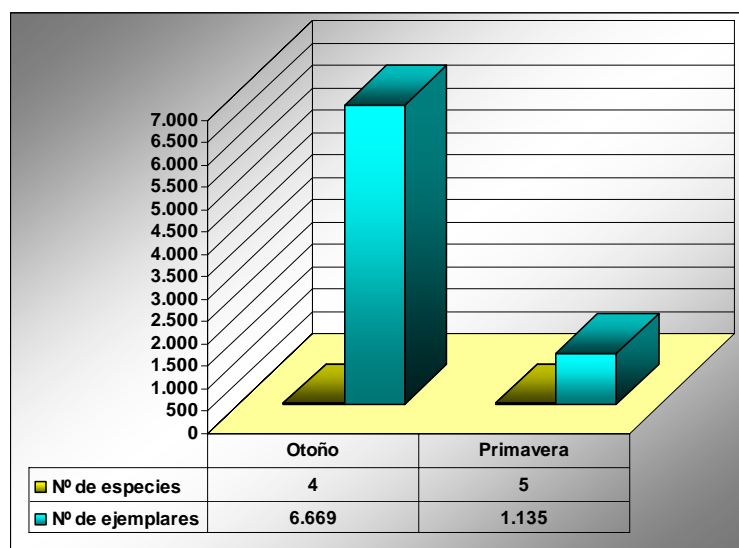


Fig. 180. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos telecópridos, según estacionalidad.

Las regresiones mediante Modelos Lineales generalizados permiten observar como la abundancia de *Scarabaeus sacer* se relaciona principalmente con la altitud de las localidades, la de *Sisyphus schaefferi* con la altitud y el tipo de hábitat. La variación en la abundancia de las tres restantes especies se explicaría en base a la estacionalidad y al tipo de hábitat.

Las cinco especies de *Scarabaeidae* telecópridos registradas en nuestro estudio, son comunes a la fauna ibérica.

6.2.- Escarabeidos paracópridos

Con 25 especies y 10.626 ejemplares registrados, los *Scarabaeidae* paracópridos representan un 49,02 % del número total de especies ($n = 51$) y un 8,55 % de los ejemplares inventariados ($n = 124.270$). Por lo que se refiere a la biomasa, su peso seco (316,149 gramos) supone un 16,43 % del total ($n = 1.924,395$). Los 10 géneros y 25 especies de paracópridos los sitúan como el grupo con mayor riqueza, por delante de los endocópridos (1 género, 20 especies) y de los telecópridos (3 géneros y 5 especies, véase: Romero-Samper y Lobo, 2006). En cuanto a abundancia constituirían, con 10.626 colectas, el segundo grupo: entre los endocópridos (105.832 ejemplares) y los telecópridos (7.804 individuos). Finalmente, por lo que se refiere a la biomasa, serían el tercer grupo tras los telecópridos (1.149,298 grs.) y los endocópridos (458,768 grs.).

La altitud (Fig.181), el tipo general de hábitat (Fig.182) o la estación del año (Fig.183) afectan a la presencia y abundancia de las especies de Escarabeidos paracópridos en el Medio Atlas. Por lo que se refiere a la estacionalidad, sólo hemos detectado una especie exclusivamente otoñal (*Cheironitis hungaricus* ssp. *irroratus*), si bien es cierto que tan sólo en base a un ejemplar. Otras ocho (*Onitis alexis*, *O. belial*, *O. ion*, *O. numida*, *Ch. furcifer*, *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus*, *O. latigena* y *O. nigellus*) son de fenología estrictamente primaveral. El resto se encuentran en ambas estaciones, seis preferentemente en octubre (*Bubas bison*, *Onthophagus atricapillus*, *O. opacicollis*, *Sericotrupes niger*, *Stereopyge douei* y *Thorectes armifrons*⁵⁴) y diez en mayo

⁵⁴ Entre los geotrópidos de distribución circunmediterránea no es extraña una fenología otoñal (Gallardo de la Torre *et al.*, 2002).

(*Euoniticellus fulvus*, *Caccobius schreberi*, *Euonthophagus crocatus*, *O. hirtus*, *O. maki*, *O. marginalis* ssp. *andalusicus*, *O. nebulosus*, *O. similis*, *O. taurus* y *O. vacca*). En base a lo expuesto, se puede concluir:

- Un 4 % de las especies paracópridas son otoñales. Un 32 % son primaverales. Del 64 % restante, la mayoría muestran una fenología predominantemente primaveral. En general, en fin, los paracópridos constituyen un grupo funcional particularmente activo durante la primavera.
- Las tres especies de *Geotrupidae* son eminentemente otoñales.

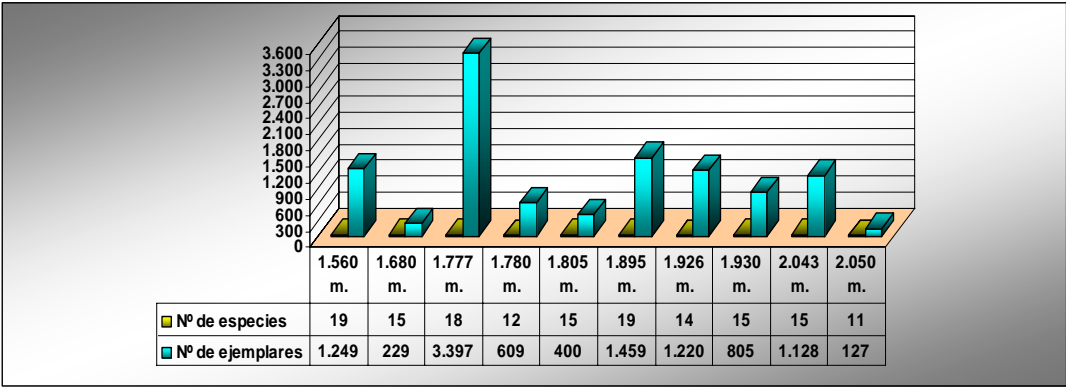


Fig. 181. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos paracópridos, según cotas altitudinales.

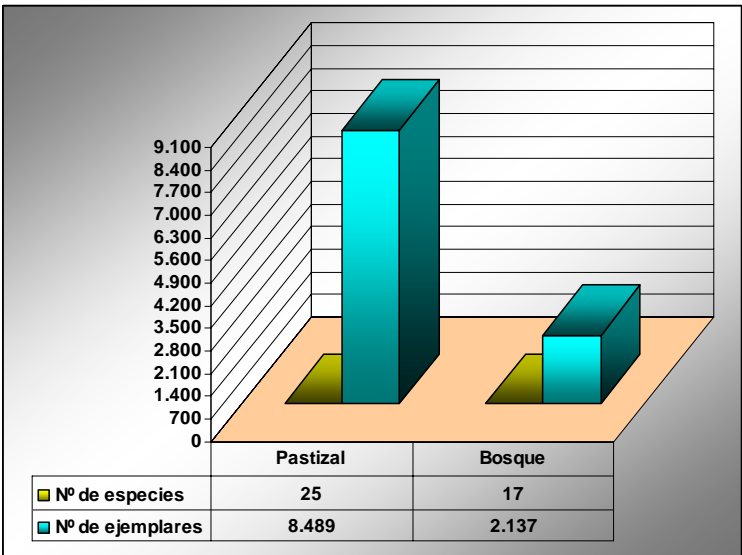


Fig. 182. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos paracópridos, según tipo de hábitat (abierto o cerrado).

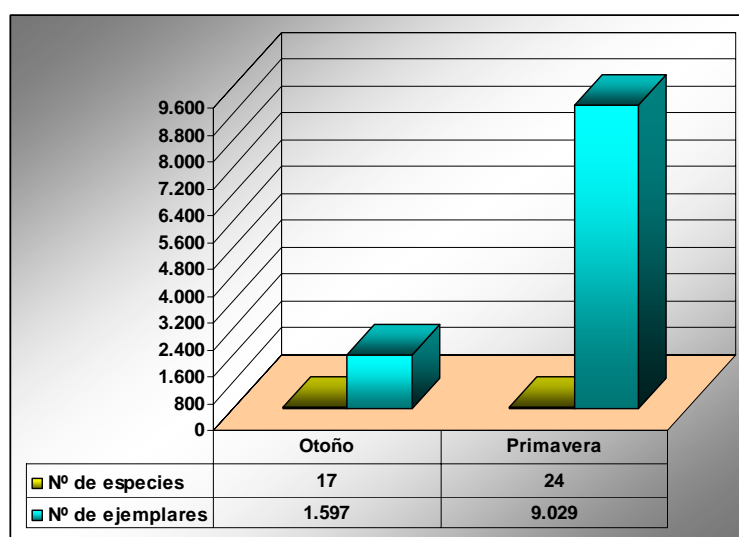


Fig. 183. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos paracópridos, según estacionalidad (otoño o primavera).

En relación al tipo de hábitat, ocho especies son exclusivas de medios abiertos (*Onitis numida*, *Cheironitis furcifer*, *Ch. hungaricus* ssp. *irroratus*, *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus*, *O. latigena*, *O. nebulosus*, *O. nigellus* y *Stereopyge douei*), mientras que ninguna lo es de cerrados. Doce paracópridos manifiestan una marcada preferencia por los ecosistemas pascícolas (*Onitis alexis*, *O. ion*, *Bubas bison*, *Euonitocellus fulvus*, *Euonthophagus crocatus*, *Onthophagus atricapillus*, *O. hirtus*, *O. maki*, *O. marginalis* ssp. *andalusicus*, *O. opacicollis*, *O. taurus* y *O. vacca*), sólo uno por los medios cerrados (*Sericotrupes niger*); si bien, todas ellas se presentan en ambos tipos de hábitats. Las cuatro especies restantes (*Onitis belial*, *Caccobius schreberi*, *Onthophagus similis* y *Thorectes armifrons*) no parecen mostrar preferencia alguna. En base a lo expuesto, se puede concluir:

- Todas las especies de paracópridos se encuentran en medios pascícolas y sólo una (4 %, sobre $n = 25$) muestra cierta preferencia por los medios boscosos, aunque también se encuentra en los abiertos. Un 32 % de las mismas ($n = 25$) exclusivamente se encuentran en medios abiertos. De las especies que colonizan ambos tipos de medios: un 48 % se encuentran mayormente en pastizales. Cuatro especies pueden considerarse generalistas, por no mostrar preferencia alguna en cuanto al medio.

- Los paracópridos *Scarabaeidae* son especies, preferentemente, de medios abiertos: 19 especies, cuando menos. Las tres especies de *Geotrupidae* se encuentran tanto en bosques como en pastizales, incluso exclusivamente en sólo uno de los medios (caso de *Stereopyge douei*).

Respecto a la altitud, si bien el número de especies tiende a disminuir cuanto mayor es la cota, en general no se observan variaciones bruscas. El número medio de especies paracópridas presentes por localidad es 15,3, un 61,2 % del total (n = 25). En cuanto al número de ejemplares, es máximo en el pastizal de Ain-Leuh (1.777 metros).

Reseñar, finalmente, que diecinueve de las veinticinco especies registradas en el Medio Atlas son comunes a la fauna ibérica. Cuatro *Scarabaeidae* (*Onitis alexis*, *O. numida*, *Onthophagus atricapillus* y *O. nebulosus*) y dos *Geotrupidae* (*Stereopyge douei* y *Thorectes armifrons*) paracópridos son elementos norteafricanos no presentes en la Península Ibérica.

6.3.- Escarabeidos endocópridos

Con 20 especies y 105.832 ejemplares registrados, los endocópridos representan un 39,22 % del número total de especies (n = 51) y un 85,16 % de los ejemplares inventariados (n = 124.270). Por lo que se refiere a la biomasa, su peso seco (458,768 gramos) supone un 23,84 % del total (n = 1.924,395). En riqueza específica, los endocópridos serían el segundo grupo, por detrás de los paracópridos (25 especies). En cuanto a abundancia serían el primer grupo. Y por lo que concierne a la biomasa, serían el segundo por detrás de los telecópridos (1.149,298 grs.). Como señalan Amézquita *et al.* (1999), las especies de pequeña talla dominan los valores de abundancia numérica, pero analizando los índices de biomasa se presenta la situación inversa: dominan las especies de talla superior (telecópridos y paracópridos) con baja abundancia numérica.

Tanto la altitud (Fig.184), como el tipo general de hábitat (Fig.185) o la estación del año (Fig.186) afectan a la presencia y abundancia de las especies de Escarabeidos endocópridos en el Atlas Medio. Por lo que se refiere a la estacionalidad, registramos seis especies exclusivamente en otoño (*Aphodius affinis* ssp. *dorbingnyi*, *A. ghardi-maouensis*, *A. haemorrhoidalis*, *A. melanostictus*, *A. moraguesi* y *A. peyerimhoffi*) y

diez sólo en primavera (*A. barbarus*, *A. consputus*, *A. erraticus*, *A. leucopterus*, *A. lividus*, *A. longispina*, *A. lugens*, *A. quadriguttatus*, *A. satellitius* y *A. subterraneus*). Las cuatro restantes se encuentran en ambas estaciones, preferentemente en mayor número en octubre: sólo *A. fimetarius* parece mostrarse claramente como bivoltina (un 52,77 % de sus efectivos en octubre y un 47,23 % en mayo; n = 2.151). En conclusión:

- Un 30 % de las especies endocópidas son otoñales (n = 20). Un 50 % son primaverales. El restante 20 % se encuentran en ambas estaciones, si bien manifiestan una fenología predominantemente otoñal.
- En abundancia, el grupo se manifiesta claramente otoñal, con un 98,77 % de los individuos registrados en octubre, frente a un 1,23 % en mayo (n = 105.832).

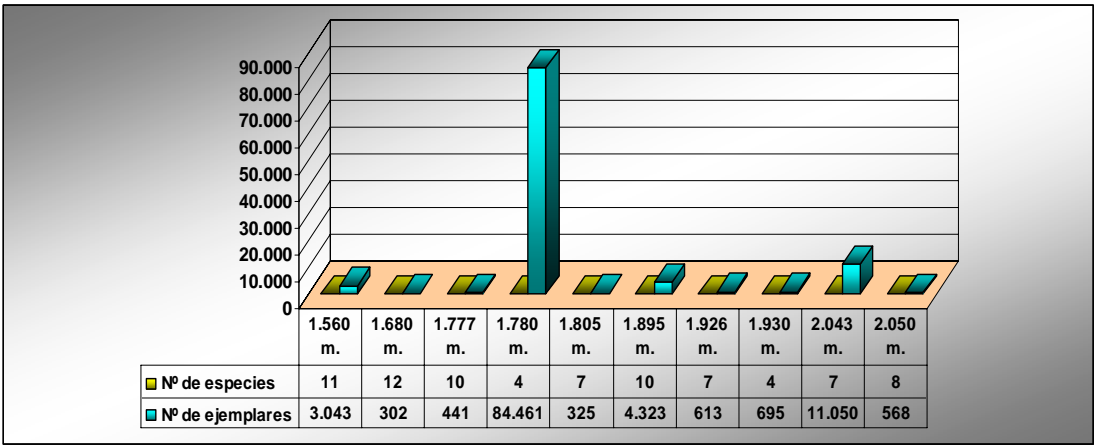


Fig. 184. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos endocópidos, según cotas altitudinales.

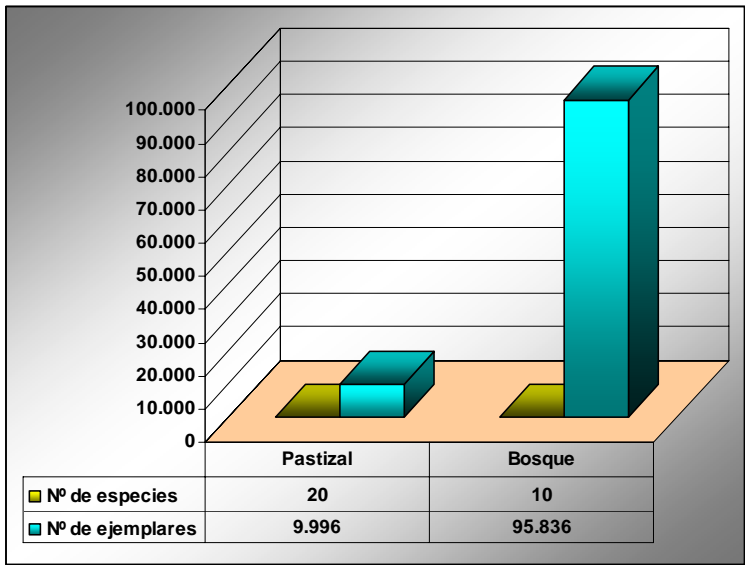


Fig. 185. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos endocópidos, según tipo de hábitat (abierto o cerrado).

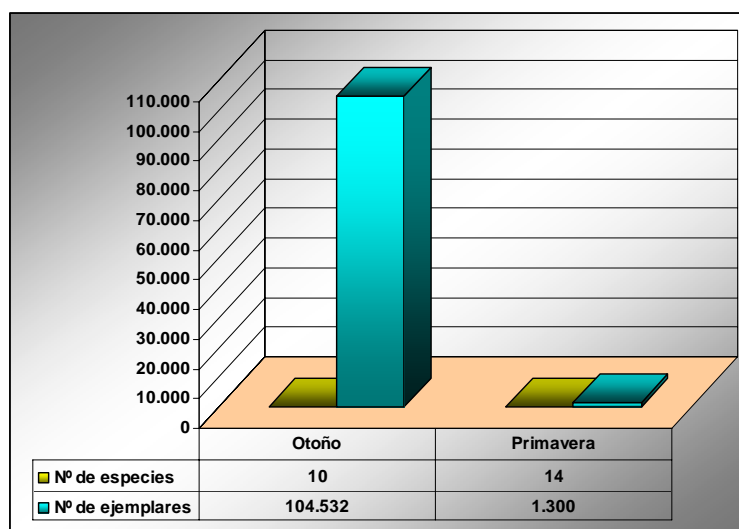


Fig. 186. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos endocópridos, según estacionalidad (otoño o primavera).

En relación al tipo de hábitat, diez especies son exclusivas de medios desprovistos de cobertura forestal (*Aphodius barbarus*, *A. castaneus*, *A. ghardimaouensis*, *A. granarius*, *A. leucopterus*, *A. longispina*, *A. lugens*, *A. moraguesi*, *A. peyerimhoffi* y *A. quadriguttatus*). Las diez especies restantes se encuentran en ambos tipos de hábitats, si bien: siete son predominantemente, en mayor o menor grado, propias de medios abiertos (*A. elevatus*, *A. erraticus*, *A. fimetarius*, *A. haemorrhoidalis*, *A. lividus*, *A. satellitius* y *A. subterraneus*), en tanto que tres lo son de cerrados (*A. affinis* ssp. *dorbingnyi*, *A. consputus* y *A. melanostictus*). Sin embargo, en cuanto a abundancia, el grupo muestra una clara preferencia por las áreas boscosas: 95.836 ejemplares frente a los 9.996 registrados en pastizales. De lo que se concluye:

- Un 50 % de las especies endocópridas son exclusivas de medios pascícolas (n = 20). El 50 % restante se encuentra en ambos tipos de medios, si bien: un 70 % de las mismas mostrarían cierta preferencia por los pastizales, y un 30 % por las zonas forestales. En fin, en cuanto a preferencias por riqueza específica, es manifiesto un sesgo positivo hacia las áreas desprovistas de cobertura arbórea.
- En abundancia, el grupo se decanta por los medios cerrados, con un 90,55 % de los individuos registrados, frente a un 9,45 % en abiertos (n = 105.832). Es de notar que esta preferencia viene decantada por el peso específico de dos especies (*A. affinis* ssp. *dorbingnyi* y *A. melanostictus*), que -en conjunto- representan un 99,52 % de los individuos (95.373) registrados en áreas boscosas (n = 95.836).

Altitudinalmente, las especies endocópidas muestran preferencia por las cotas de menor o mediana altitud. En cuanto a abundancia, influye significativamente las grandes poblaciones de *Aphodius melanostictus* y *A. affinis* ssp. *dorbingnyi* en los bosques de Tagounit (1.780 metros) y Ain-Kahla (2.043 m.). Ocho es la media de especies endocópidas presentes por localidad, un 40 % del total (n = 20).

Sólo dos de las veinte especies de endocópidos registradas (un 10 %), no son comunes a la fauna ibérica: *Aphodius moraguesi* y *A. peyerimhoffi*. Excepto estos dos elementos magrebínicos, el resto se encuentran representados en la Península Ibérica.

6.4.- Escarabeidos trógidos

Con sólo una especie y ocho ejemplares registrados, los trógidos representan un 1,96 % del número total de especies (n = 51) y un 0,006 % de los ejemplares inventariados (n = 124.270). Por lo que se refiere a la biomasa, su peso seco (0,18 gramos) supone un 0,009 % del total (n = 1.924,395). Son el grupo menos representativo en riqueza específica, abundancia y biomasa.

Todos los ejemplares de *Trox fabricii* fueron registrados en otoño (Fig.187). Siete en medios abiertos y uno en cerrados (Fig.188).

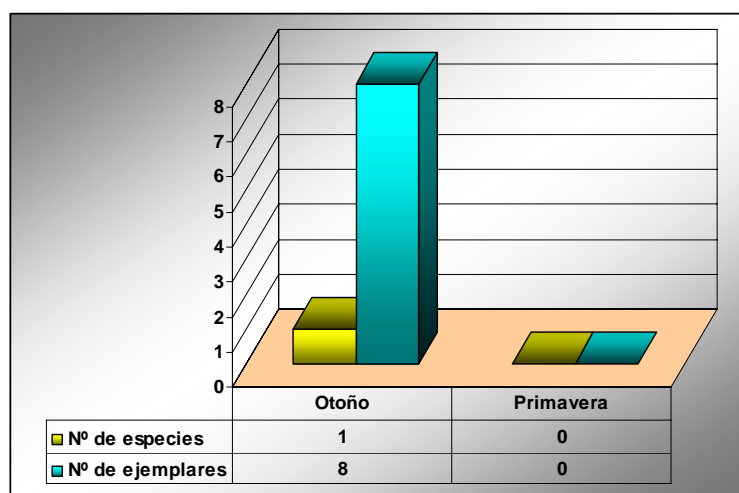


Fig. 187. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos trógidos, según estacionalidad (otoño o primavera).

No parece mostrar preferencia altitudinal alguna, distribuyéndose por todo el transepto muestreado (Fig.189).

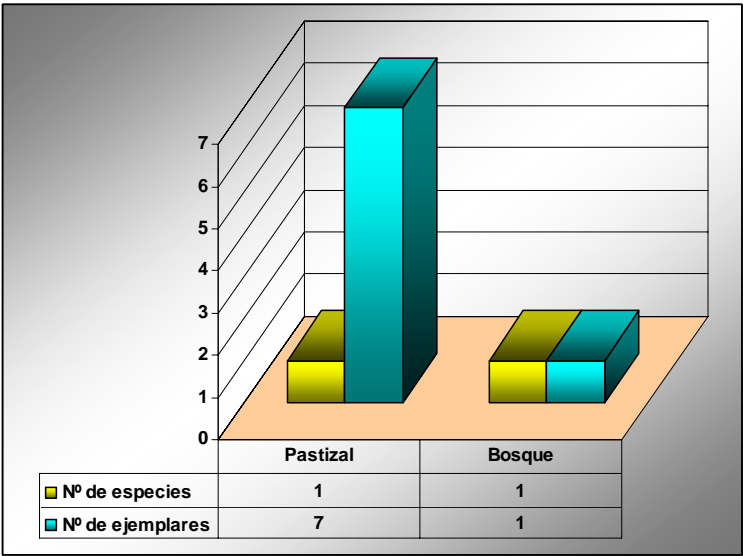


Fig. 188. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos trógidos, según tipo de hábitat (abierto o cerrado).

Esta especie es común en las regiones meridionales y occidentales de la Península Ibérica.

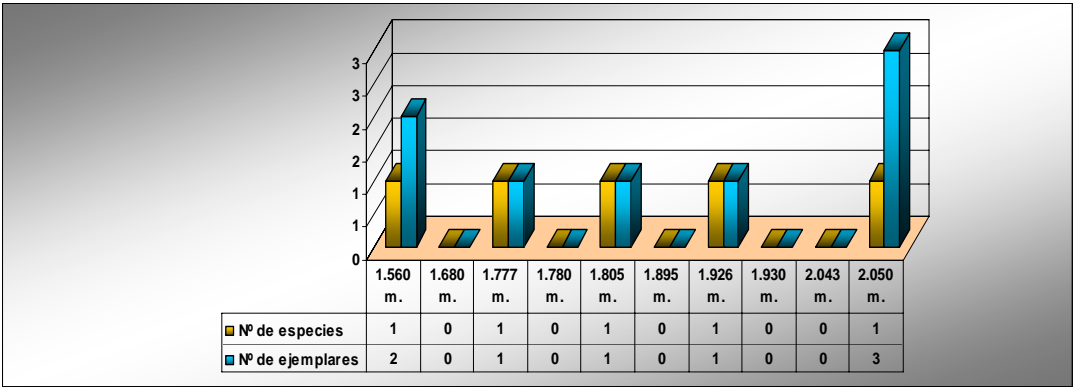


Fig. 189. Número de especies y ejemplares de Escarabeidos trógidos, según cotas altitudinales.

6.5.- Conclusiones generales

El inventario de los Escarabeidos coprófagos del Atlas Medio marroquí, considerando globalmente los muestreos de otoño y primavera, aporta un total de 51 especies y 124.270 ejemplares. Un análisis de la eficiencia en el muestreo, aporta que alrededor del 85% de las especies estimadas, por diversos evaluadores, habrían sido colectadas. Otros autores han registrado entre 36 (Fatima, 1995) y 58 especies (Janati-Idrissi, 1999).

Como puede observarse (véase el Anexo V), en cuanto a riqueza específica, en los medios desprovistos de cobertura arbórea se encuentran todas las especies registradas (51), en los medios cerrados sólo 31: Fig.195. En orden de mayor a menor, la relevancia en riqueza específica (Fig.190) corresponde a: paracópridos, endocópridos, telecópridos y trógidos. Respecto a la estacionalidad (Fig.193), se registraron más especies en primavera (43) que en otoño (32).

Por lo que concierne a la abundancia, es mayor el número de ejemplares inventariados en los medios cerrados (99.466 ejemplares) que en los abiertos (24.804): Fig.196. Diferencia significativa debida a los abultadísimos efectivos de dos especies endocópridas: *Aphodius melanostictus* y *A. affinis* ssp. *dorbingnyi*⁵⁵. A las mismas se debe, igualmente, la mayor abundancia registrada en otoño (112.806), en detrimento de la detectada en primavera (11.464): Fig.194. Globalmente (Fig.191), el grupo más abundante son los endocópridos, seguidos por los paracópridos, los telecópridos y los trógidos.

En lo referido a la biomasa (Fig.192), predominan los telecópridos, seguidos de: endocópridos, paracópridos y trógidos.

De un pormenorizado análisis de los registros globales (véase el Anexo VI), considerando los cuatro grupos y las diez localidades, puede deducirse:

⁵⁵ Es característica la eclosión masiva de imagos en el subgénero *Nimbus*. Agoiz-Bustamante (2008: *en prensa*) indica, para Navarra, densidades superiores a los cien *Aphodius contaminatus* por kg. de estiércol. En nuestro muestreo de otoño, llegamos a registrar hasta 5.992 *A. affinis* ssp. *dorbingnyi* y 14.382 *A. (Chilotorax) melanostictus* en una trampa de caída cebada con 350 gramos de estiércol bovino, en el bosque Tagounit.

- La localidad con mayor riqueza específica (36 de las 51 especies) es Aguelmane-Azigza, la situada a menor altitud (1.560 metros). Según se asciende, la tendencia es a que se reduzca el número de especies.
- El mayor número de ejemplares se registraron, por orden de mayor a menor, en las siguientes localidades: 85.998 individuos en el bosque de Tagounit (1.780 metros), 12.237 en el bosque de Ain-Kahla (2.043), 6.494 en el pastizal de Ain-Kahla 1 (1.895), 6.021 en el pastizal de Ain-Leuh (1.777). El resto de las localidades, en orden decreciente. Las dos mayores abundancias, correspondientes a estaciones forestales, se deben a las copiosas poblaciones de *Aphodius melanostictus* y *A. affinis* ssp. *dorbingnyi*. El número menor de individuos (803) se encontró en la cota más alta, pastizal de Ain-Kahla 2 (2.050 metros).
- Todas las especies de telecópridos se encuentran en varias localidades. Si que resulta significativo que las mayores abundancias se den en dos medios abiertos: 2.182 ejemplares en Ain-Leuh (1.777 metros); 2.049 en Jbel Hebri (1.930).
- Es precisamente en Ain-Leuh donde también se da la mayor abundancia entre los paracópridos.
- La mayor riqueza específica de los endocópridos se da en el pastizal de Tizi-n-tretten (1.680 metros), con 12 de las 20 especies. Sin embargo, las mayores abundancias se registraron en estaciones con baja diversidad: 84.461 en el bosque de Tagounit (1.780 metros); 11.050 en el bosque de Ain-Kahla (2.043). Las razones ya las comentábamos más arriba.

En cuanto a conclusiones biogeográficas, considerando globalmente las 51 especies registradas pueden agruparse en cinco grandes grupos. En orden de mayor a menor riqueza específica:

- Elementos mediterráneos en sentido amplio, que agruparía a: euromediterráneos-turánicos, mediterráneo-occidentales, pontomediterráneos, surmediterráneos, euronormediterráneos y euromediterráneo-occidentales. Este grupo englo-

baría veintiséis especies (50,98 % sobre $n = 51$), con representantes de los tres principales grupos. En abundancia, 41.781 ejemplares (33,62 % sobre $n = 124.270$).

- Los elementos magrebíes e íbero-norteafricanos englobarían a los paracópridos, endocópridos y trógidos. Contaría con trece especies (25,49 % sobre $n = 51$) y 8.464 ejemplares (6,81 % sobre $n = 124.270$).
- Un tercer grupo estaría constituido por elementos de amplia distribución, holárticos y cosmopolitas. En el mismo se encuadrarían seis especies, exclusivamente de endocópridos, que vienen a representar un 11,76 % de la riqueza específica total. En abundancia: 2.300 individuos (1,85 % sobre $n = 124.270$).
- Les seguirían los elementos paleártico-occidentales y holopaleárticos, con representantes de los tres principales grupos. Cinco especies (9,8 % sobre $n = 51$) y 70.421 ejemplares (56,67 % sobre $n = 124.270$).
- Por último, se encontraría únicamente un paracóprido afrotropical (1,96 % sobre $n = 51$). Con una abundancia de 291 individuos (0,23 % sobre $n = 124.270$).

Como puede observarse, en cuanto a abundancia el orden no sería el mismo. Primando entonces los elementos holopaleárticos y paleártico-occidentales, seguidos por los mediterráneos (en sentido amplio).

No cabe duda que el Medio Atlas constituye un enclave privilegiado para la conservación de la entomofauna, no sólo la de los Escarabeidos coprófagos⁵⁶.

⁵⁶ Así por ejemplo, el único representante no europeo del género *Iberodorcadion* (Col. *Cerambycidae*), *I. (Baeticodorcadion) atlantis*, se encuentra en pastizales de la zona de Azrou e Ifran (Vives, 1983; Romero-Samper, 2002).

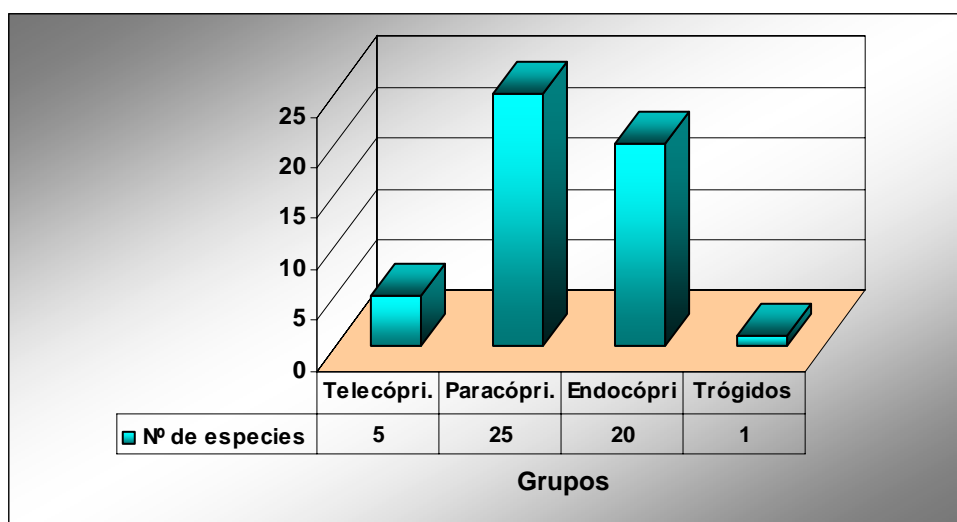


Fig. 190. Riqueza específica de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas.

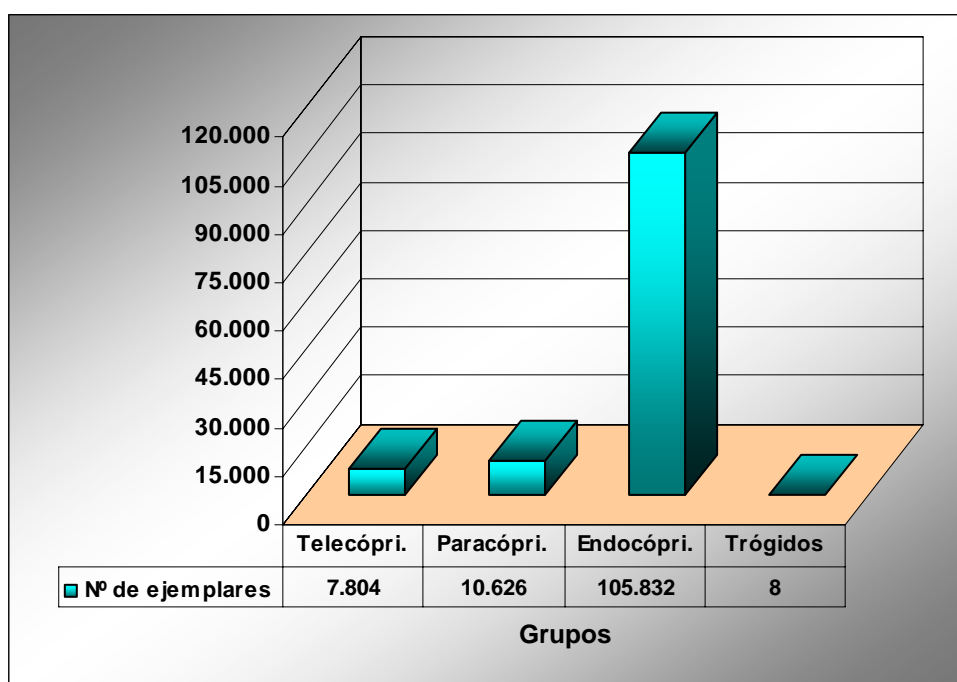


Fig. 191. Abundancia de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas.

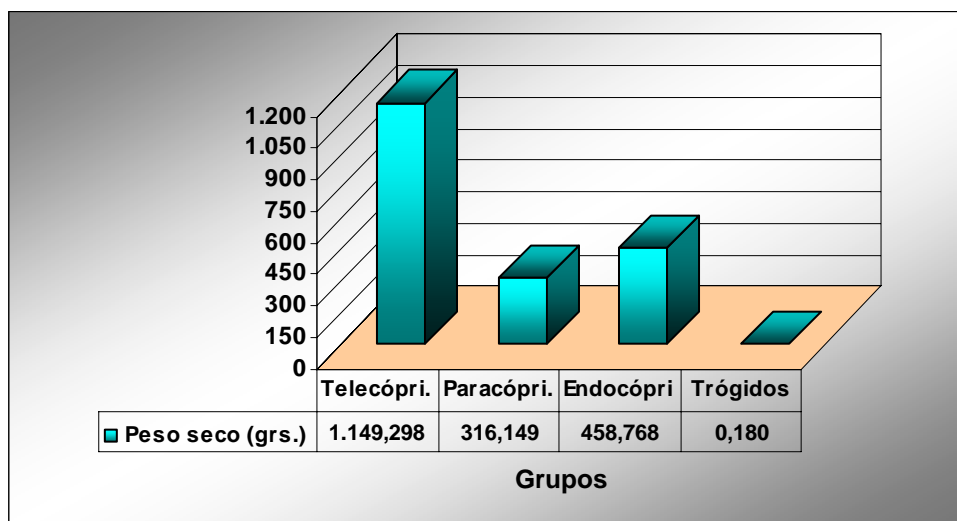


Fig. 192. Biomosas (en gramos) de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas.

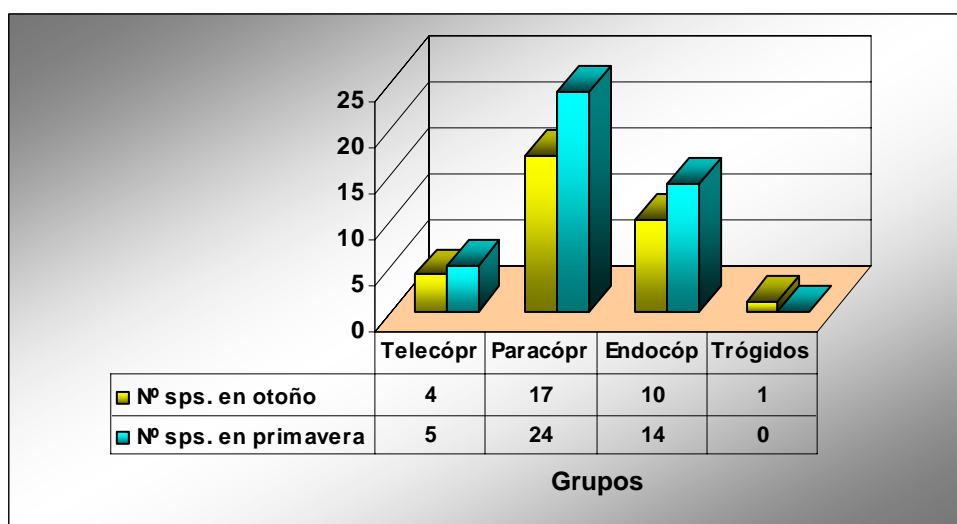


Fig. 193. Riqueza específica de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas, según la estacionalidad.

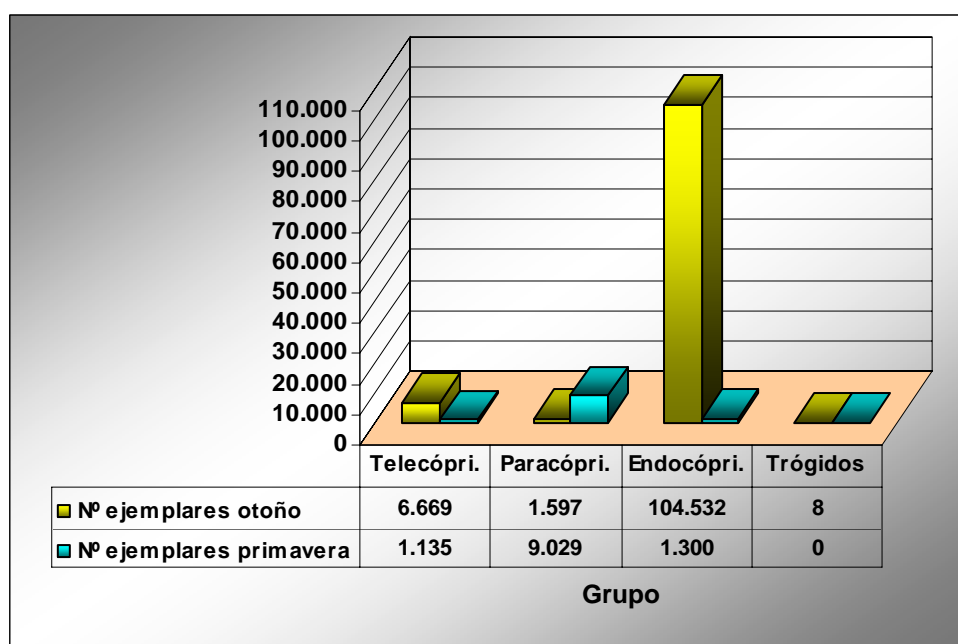


Fig. 194. Abundancia de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas, según la estacionalidad.

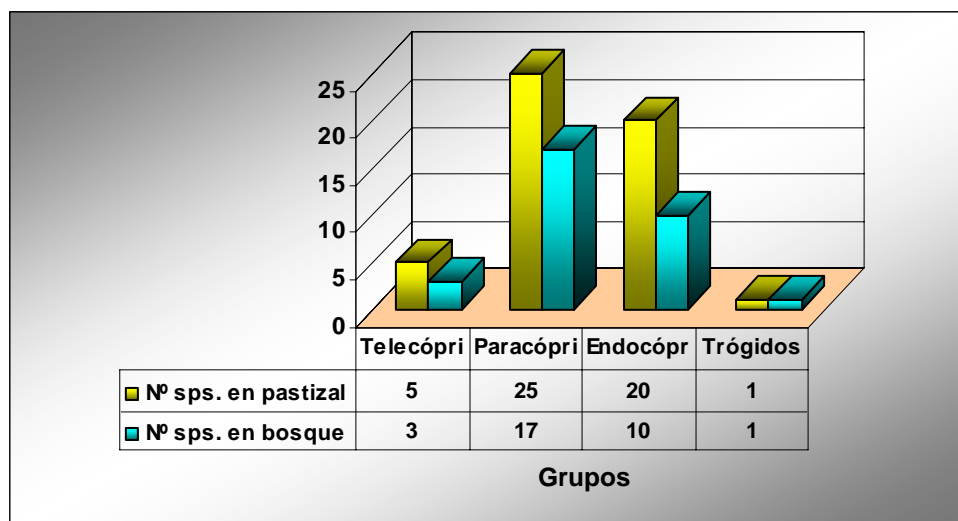


Fig. 195. Riqueza específica de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas, según el hábitat (“pastizal” o abierto; “cerrado” o bosque).

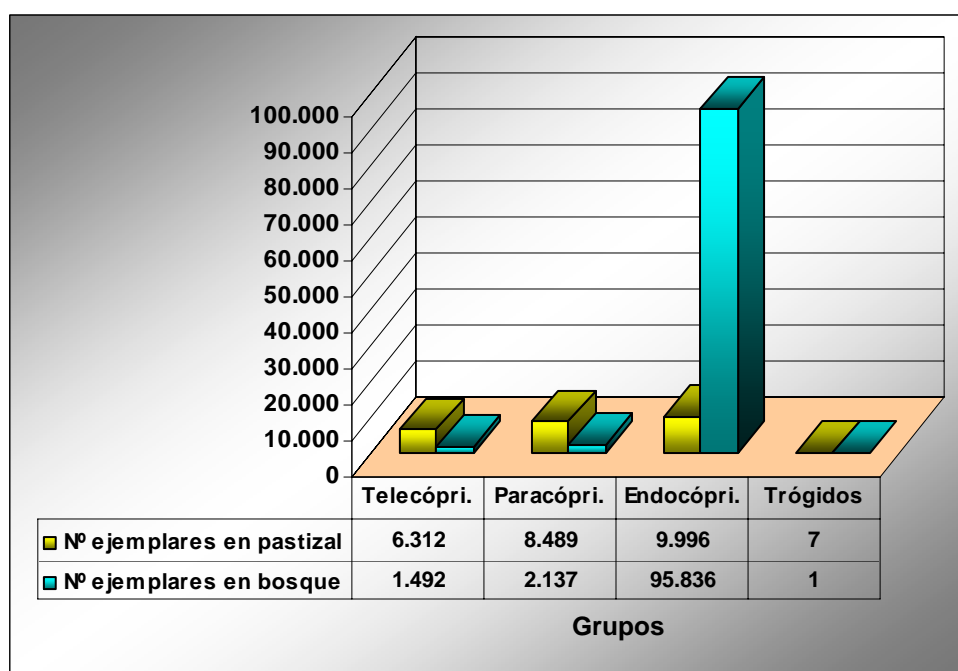


Fig. 196. Abundancia de los distintos grupos de coleópteros Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas, según el hábitat (“pastizal” o abierto; “cerrado o bosque”).

7.- DISCUSIÓN

En este trabajo hemos examinado individualmente las principales preferencias de cada una de las especies, ofreciendo además información sobre su distribución geográfica general y sobre su relevancia en los ensambles de especies que habitan el Medio Atlas. El estudio realizado demuestra, además, que es posible obtener inventarios fiables de la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos realizando un esfuerzo similar al efectuado. Las curvas de acumulación demuestran que entre el 70 y el 100 % de la riqueza que potencialmente habita cada localidad habría sido colectada, estimas que permiten la comparación de la riqueza de especies y composición entre localidades. De las 51 especies encontradas, sólo siete muestran preferencia por los hábitats pascícolas (tres de ellas Afodinos), diecinueve por el periodo primaveral y doce por el otoñal (también la mayoría Afodinos). Respecto a la variación altitudinal, la mayor parte de los paracópridos y, sobre todo, los telecópridos parecen preferir las zonas de menor altitud, mientras que las únicas especies que prefieren zonas de altitud intermedia o elevada son Afodinos. Nuestros resultados muestran que las comunidades forestales contienen abundancias similares a las que habitan los pastizales, pero riquezas específicas significativamente menores, estando dominadas por la presencia de unas pocas especies de Afodinos otoñales. Respecto al gradiente altitudinal, nuestros resultados demuestran que las comunidades de los medios desprovistos de cubierta arbórea muestran un claro patrón altitudinal. La riqueza por trampa de las especies de *Scarabaeidae* disminuye con la altura a partir de los 1.800 metros, mientras que la riqueza de *Aphodiidae* apenas varía con la altitud, de modo que el peso comparativo de este último grupo es mayor en las comunidades coprófagas de altura (véase más adelante).

Además, se ha examinado separadamente la importancia comparada de los distintos grupos funcionales y taxonómicos: telecópridos, paracópridos y endocópridos. Los resultados obtenidos muestran que, entre los telecópridos, las cinco especies encontradas suponen un 42 % de las señaladas para Marruecos, destacando su distribución eminentemente mediterránea y gran importancia en las comunidades coprófagas (un 60 % de la biomasa colectada), una relevancia similar a la que podía encontrarse en la Península Ibérica antes del declive generalizado de estas especies (Lobo, 2001; Carpaneto *et al.*, 2007). En el caso de los paracópridos, hemos observado que, aunque la

fauna marroquí es algo más pobre que la ibérica, más de la mitad de las especies pertenecientes a la familia *Scarabaeidae* habitan también la Península Ibérica, suponiendo la fauna del Medio Atlas un 65 % del total de especies señaladas para Marruecos. Por el contrario, la fauna de especies paracópridas pertenecientes a la familia *Geotrupidae* es mucho más pobre, representando alrededor de una quinta parte de la existente en Marruecos que, a su vez, es menos de la mitad de la que puede hallarse en la Península Ibérica. Ello se debe a que las especies de este grupo suelen poseer una distribución Paleártica y adaptaciones templado-frías, al contrario que los *Scarabaeidae*, generalmente de distribución magrebí, íbero-norteafricana o mediterránea. El resto de las especies, los *Aphodiidae* endocópridos, poseen también adaptaciones templado-frías y, por ello, la representación de estas especies en el Medio Atlas es similar a la de las montañas meridionales de la Península, pero menor a la de las septentrionales.

De las 51 especies de *Scarabaeoidea* coprófagos registradas en nuestro muestreo en el Medio Atlas, todas, menos 7 u 8, son comunes a la fauna ibérica⁵⁷. Cuatro *Scarabaeidae* paracópridos, no estrictamente endémicos de Marruecos: *Onitis alexis*, *O. numida*, *Onthophagus atricapillus*⁵⁸ y *O. nebulosus*. Dos *Geotrupidae* paracópridos: *Stereopyge douei* (magrebí e insular-mediterráneo) y *Thorectes armifrons* (endémico). Y dos *Aphodiidae* endocópridos: *Aphodius moraguesi* (endémico) y *A. peyerimhoffi* (magrebí). En conjunto, la fauna de coleópteros Escarabeidos coprófagos es común en un 84-86 % a la de la Península Ibérica. Ello es así porque, como reconoce Lumaret (2007), el número de Escarabeidos endémicos marroquíes es relativamente bajo: un 4,4 % de los *Scarabaeidae*, un 20 % de los *Geotrupidae* y un 14,5 % de los *Aphodiidae*.

La escasa endemidad de la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos que actualmente habita Marruecos, permite aventurar que buena parte de la misma está constituida por elementos con gran capacidad de dispersión y gran valencia ecológica, provenientes de linajes Paleárticos, mediterráneos o centroasiáticos. Las dos especies de

⁵⁷ Lo que supone (excluyendo a los *Trogidae*) un 14-16 % de elementos endémicos y relictos: un 4 % de endémicos marroquíes; un 10-12 % de relictos magrebíes e insulares-circunmediterráneos. En el Sistema Central Ibérico, los endemismos suponen un 13 % de todos los *Scarabaeoidea* coprófagos ibéricos endémicos (Lobo *et al.*, 2007a). Tan bajo número de endemismos en el Medio Atlas indicaría una colonización muy reciente de las faunas nor-paleárticas, presentes en Iberia, mientras se mantuvo cerrado el estrecho de Gibraltar.

⁵⁸ Mientras que Baraud (1985, 1987 y 1992) la considera una especie válida, para Martín-Piera (1986) se trataría de una subespecie de *Onthophagus punctatus*, que si está presente en la Península Ibérica.

Onitini, citadas anteriormente, pertenecen a un género que, desde las estepas tropicales o subtropicales de Asia, habría irradiado hacia África y áreas más septentrionales durante el Plioceno (5,3-1,8 eones) (Cambefort, 1991a; Martín-Piera y López-Colón, 2000)⁵⁹. En base a su origen filogenético y distribución biogeográfica, podrían considerarse especies relictas, que no endémicas⁶⁰. Entre los linajes de *Onthophagus*: los *Parentius* (*O. atricapillus*)⁶¹ tendrían un antiguo origen oligo/pliocénico⁶²-paleártico (Martín-Piera, 1986) y se distribuirían por el área mediterránea; los *Palaeonthophagus* (*O. nebulosus*)⁶³, desde su origen centroasiático, habrían colonizado el área estudiada tanto a través de Europa occidental como a través del Magreb (Zunino, 1979a, b y c; Martín-Piera y Zunino, 1985b y 1986). En cuanto a los *Geotrupidae* y *Aphodiidae*, se trata de las subfamilias mejor adaptadas a los biomas templado-fríos (Hanski, 1986 y 1991a; Cambefort, 1991a; Lumaret & Kirk, 1991; Martín-Piera *et al.*, 1992; Halffter *et al.*, 1995; Jay-Robert *et al.*, 1997; Hortal *et al.*, 2000; Lobo, 2000; Lobo & Halffter, 2000; Lobo *et al.*, 2002; Errouissi *et al.*, 2004; Escobar *et al.*, 2005 y 2006; Lobo *et al.*, 2007a), que dominarían en los ensambles coprófagos de las latitudes más septentrionales. Los *Geotrupes* (*S. douei*)⁶⁴ tendrían su origen durante la primera mitad del Mesozoico, concretamente entre el Jurásico (180 eones) y el Cretácico inferior (65 eones) (Zunino, 1984b; Martín-Piera y López-Colón, 2000) en Asia Central⁶⁵, desde donde se habrían expandido por toda la región circumpolar Holártica (Cambefort,

⁵⁹ Su centro de diversificación primario sería la región Afrotropical y su patrón de dispersión Cálido-Africano Miocénico (Lobo, 2007).

⁶⁰ Una especie puede considerarse “relicta” si el tamaño restringido de su distribución se debe al efecto refugio que haya experimentado por, entre otros motivos, la búsqueda de condiciones ecogeográficas adecuadas. Por el contrario, sería “endémica” si es exclusiva de un área dada (Lobo, 2007).

⁶¹ Subgénero de antigua presencia mediterránea en el Paleártico con ancestros afrotropicales y vías de penetración norteafricana (Martín-Piera, 1983 y 1986; Martín-Piera y Zunino, 1983). Su patrón de dispersión sería Paleo-Paleártico-cálido (Lobo, 2007).

⁶² Hace 33-1,8 eones.

⁶³ Esta especie tendría un patrón de dispersión Paleo-Paleártico-cálido (Lobo, 2007), y pertenecería a un pequeño grupo de distribución íbero-magrebí.

⁶⁴ Recordemos que, según Zunino (1984b) y Ziani (2005), esta especie debería rehabilitarse al género *Geotrupes*.

⁶⁵ En la zona de transición china (Zunino, 1984b): margen nororiental del Tethys paleozoico; el actual Tian-Shan chino y sur de Mongolia (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

1991a; Hanski, 1991a), alcanzando el norte de África (Zunino, 1984b). Los *Thorectes*⁶⁶ (*Th. armifrons*) constituyen un grupo altamente sujeto a los procesos de especiación por aislamiento geográfico, bien montano o insular, dado su carácter áptero (Otte & Endler, 1989; Palmer & Cambefort, 1997); un linaje de distribución mediterráneo-anatólica, surgido en el Eoceno (35 eones) entre el Mar Negro y el Mar Caspio (Zunino, 1984b), y diversificado también en el norte de África (Tabla XIII). Por lo que se refiere a los *Aphodius*, desde un remoto origen miocénico (6×10^6 años), su más reciente y mayor diversificación se dio a lo largo del Plio y Pleistoceno en latitudes más frías, conforme a la sucesión de las glaciaciones y a la expansión y retracción de las sabanas (Cambefort, 1991a; Hanski, 1991a).

Así pues, la fauna coleopterológica coprófaga del Medio Atlas se caracteriza por un elevado número de especies circunmediterráneas (43-44 especies), presentes tanto en el suroeste de Europa como en el Magreb, y por la presencia de un escaso número de elementos propiamente magrebíes (7-8 sps.) (Lumaret & Lobo, 1996; Lumaret, 2007). Evidencias biogeográficas que ponen de manifiesto la importancia de los movimientos orogénicos y tectónicos en el estrecho de Gibraltar⁶⁷, así como de las fluctuaciones climáticas entre el Mioceno tardío/Plioceno (5,3–1,8 eones) y el Pleistoceno ($1,8 \times 10^6$ – 10^4 años)⁶⁸, en la composición de los ensambles aquí estudiados. Las sucesivas aperturas y cierres del estrecho de Gibraltar (Hsü *et al.*, 1977; Krijgsman, 2002; Raúl Pérez: *comunicación personal*) habrían originado una serie de corredores que permitirían el intercambio faunístico entre el Sur de Europa y el Norte de África (Lumaret, 2007), así como la vicarianza⁶⁹ observada, por ejemplo, en los *Thorectes* (Palmer & Cambefort,

⁶⁶ Los “*Thorectes*” (*sensu lato*), con alrededor de 40 especies (Martín-Piera y López-Colón, 2000), han sido diferenciados en varios géneros: *Baraudia*, *Jekelius*, *Silphotrupes*, *Thorectes* y *Zuninoe* (Krikken, 1981; Zunino, 1984b; López-Colón, 1989; Ballerio, 1994; Palmer & Cambefort, 1997; véase también: López-Colón y Romero-Samper, 1996). López-Colón (1996) plantea la subdivisión en subgéneros de algunos de los citados.

⁶⁷ La relevancia biogeográfica de los movimientos orográficos ha sido reseñada para distintos grupos animales en la cuenca mediterránea (Cheylan, 1990; Beerli *et al.*, 1996; De Jong, 1998; Gantenbein & Largiadèr, 2003; Cosson *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2007).

⁶⁸ Las fluctuaciones bioclimáticas, particularmente las sucedidas desde hace 2,4 eones (Plioceno), han influido notablemente en la estructura filogeográfica de los biomas mediterráneos (Romero-Samper y Bahillo, 1993; Brown, 1995; Hewitt, 1996, 1999 y 2000; Brown & Lomolino, 1998; Lobo & Halfpeter, 2000; Silva *et al.*, 2007).

⁶⁹ Separación geográfica de poblaciones ancestrales (del latín *vicarius*: huella, vestigio); especiación alopátrica.

1997 y 2000). Glaciaciones y períodos interglaciares⁷⁰ que habrían generado sucesivos ciclos de expansiones y contracciones, latitudinalmente, de las faunas (Lumaret, 2007) entre ambos continentes. A la par que las glaciaciones se extendían hacia el sur, diversos grupos bióticos retrotraerían su distribución hacia latitudes más bajas, generando focos de especiación en las penínsulas e ínsulas mediterráneas, colonizando/recolonizando ambas riberas sobre los corredores citados⁷¹ o sufriendo diezmaciones⁷². Paralelamente, entre la mitad del Plioceno y el Pleistoceno, en África se habrían alternado una serie de fases húmedas e hiperáridas (Strret & Gasse, 1981; Quezel & Barbero, 1993). Esta serie de hechos⁷³ explicaría la nada despreciable riqueza registrada entre los *Aphodiidae*⁷⁴ (20 especies) y los *Scarabaeidae* (27 sps.); así como el bajo número de endemismos en las regiones aisladas (cordilleras) más meridionales de la Península Ibérica y del norte de África (Lumaret & Lobo, 1996). Asimismo, explicarían la manifiesta y dispar composición porcentual en la riqueza de las tres familias, entre los ensambles montañosos de la Europa circunmediterránea⁷⁵ (Lobo *et al.*, 2007b) y del Norte de África (véase Anexo-VII). Si en las cordilleras europeas predominan los *Aphodiidae* y manifiestan una importancia relevante los *Geotrupidae*, en el Medio Atlas estos últimos resultan menos representativos (con una minoría de elementos relictos y endémicos), a la par que los *Scarabaeidae* constituyen la familia dominante. Sin embargo, a grandes rasgos, el relevo altitudinal parece coincidente, aunque atemperado y con particularidades.

Los estudios sobre la variación altitudinal de los ensambles de *Scarabaeoidea* coprófagos realizados en el Paleártico occidental (Martín-Piera *et al.*, 1992; Jay-Robert *et al.*, 1997; Errouissi *et al.*, 2004b; Lobo *et al.*, 2007a), han mostrado que las faunas de montaña parecen haberse conformado mediante el desplazamiento geográfico de algu-

⁷⁰ Particularmente desde hace 1,2 eones (Pleistoceno): véase Silva *et al.*, 2007.

⁷¹ Recordemos el caso de *Macaca sylvanus*, que en tiempos habitaba hasta latitudes tan altas como las británicas o alemanas, antes de extinguirse en Europa (Arsuaga y Martínez, 1998).

⁷² Caso del género *Bubas* durante el Pleistoceno (Cambefort, 1995).

⁷³ Procesos históricos (Lobo, 1997 y 2007), como los sucedidos durante el Plio-Pleistoceno (Svenning & Skov, 2007).

⁷⁴ Más ligados a climas templados o fríos y a excrementos ricos en agua (Lumaret, 1995).

⁷⁵ Tanto al oeste (Sistema Central Ibérico) como al este (Montes Rhodopes, Bulgaria).

nos taxa o de sus ancestros en tiempos geológicos recientes. Este proceso ha sido denominado colonización horizontal⁷⁶ (Lobo & Halffter, 2000) y sería el responsable del patrón de variación altitudinal en la riqueza de especies, endemicidad y composición que puede encontrarse en los tres linajes principales de coleópteros coprófagos: *Scarabaeidae*, *Geotrupidae* y *Aphodiidae*. Los *Scarabaeidae* están, generalmente, restringidos al área mediterránea europea y dominan las comunidades templado-cálidas, mientras que los *Geotrupidae* y los *Aphodiidae* dominan las comunidades septentrionales bajo un clima templado-frío, aunque pueden encontrarse también en el sur de Europa (Hanski, 1986 y 1991a; Lumaret & Kirk, 1991; Hortal *et al.*, 2000; Lobo *et al.*, 2002). De este modo, existe un gradiente latitudinal entre *Scarabaeidae* vs. *Geotrupidae-Aphodiidae*, análogo al gradiente altitudinal observado en las cadenas montañosas de Europa central, meridional y oriental (Martín-Piera *et al.*, 1992; Jay-Robert *et al.*, 1997; Errouissi *et al.*, 2004b; Lobo *et al.*, 2007b), pero también al hallado en la Zona de Transición Mexicana (Halffter *et al.*, 1995; Lobo & Halffter, 2000). Así pues, resumiendo, las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagas de las cadenas montañosas europeas se caracterizan por: i) un relevo entre las especies de *Scarabaeidae* y las de *Aphodiidae/Geotrupidae*, que se manifiesta a distintas altitudes (900 metros en los Alpes septentrionales, 1.000 m. en los Alpes meridionales, 1.300 m. en el Sistema Central Ibérico, 1.400-1.500 m. en los Rhodopes y 1.700 m. en Sierra Nevada), ii) una tasa de disminución en el número de especies con la altitud de entre 11 y 15 especies por kilómetro (Jay-Robert *et al.*, 1997; Lobo *et al.*, 2007b), tanto mayor cuanto menor es la participación de los procesos de colonización horizontal⁷⁷.

Las causas de estos patrones hay que buscarlas, muy probablemente, en el desplazamiento meridional de los linajes que habitaban las latitudes septentrionales durante los periodos fríos del Cuaternario y su aislamiento y refugio en las áreas montañosas del sur de Europa y Centroamérica. Múltiples evidencias constatan que las montañas de las tres penínsulas del sur de Europa (Ibérica, Itálica y Balcánica) han actuado como refu-

⁷⁶ Por colonización horizontal deben entenderse aquellos procesos por los que las montañas, en virtud de su orientación y/o conexión con otras, son colonizadas por elementos que se originaron de linajes propios de latitudes septentrionales en recientes periodos geológicos (Lobo *et al.*, 2007b). La colonización vertical, por el contrario, supondría la dispersión de linajes de la misma latitud pero originales de menor altitud (Lobo & Halffter, 2000; Moreno *et al.*, 2007).

⁷⁷ Si las especies norteeuropeas no han sido capaces de alcanzar las altitudes más elevadas, el gradiente altitudinal en la riqueza es mucho mayor.

gios durante las oscilaciones climáticas Pleistocénicas (ver Bennet *et al.*, 1991; Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998; Hewitt, 2000; Bordács *et al.*, 2001; Brewer *et al.*, 2002; Olalde *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2002; Heuertz *et al.*, 2004; Schmitt *et al.*, 2006; Ursenbacher *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2007). Sin embargo, datos filogeográficos recientes demuestran que los Pirineos habrían impedido la recolonización europea a aquellos taxa refugiados en la Península Ibérica en mayor medida que lo habrían hecho las otras dos penínsulas (Habel *et al.*, 2005). De este modo, la conexión de las montañas de Europa central habrían impedido el aislamiento y la divergencia de los linajes que se refugiaron en las penínsulas Itálica y Balcánica. Por el contrario, en aquellas cadenas montañosas aisladas y/o lejanas de las zonas frías septentrionales, este gradiente altitudinal entre grandes líneas filogenéticas no aparece, como en el caso de las comunidades coprófagas Andinas de Sudamérica (Escobar *et al.*, 2005 y 2006) o del Sureste asiático (Hanski, 1983; Hanski & Niemelä, 1990; Hanski & Kriksen, 1991). Recientemente, se ha comprobado (Lobo *et al.*, 2007b) que la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos de las montañas del oeste y del este de Europa (los Rhodopes) presenta: i) proporciones similares de especies pertenecientes a las tres líneas filogenéticas de la superfamilia; ii) frecuencias de especies con una distribución Mediterránea parecidas (alrededor del 45-48 %), y iii) relaciones entre la riqueza de especies y la altitud parecidas, de modo que el reemplazamiento entre grupos taxonómicos de alto nivel podría estar, también en este caso, condicionado por un proceso de colonización horizontal, en el que las montañas serían colonizadas por elementos provenientes de latitudes septentrionales. Sin embargo, la fauna de las montañas de Europa oriental parece poseer una menor proporción de especies con distribución restringida, probablemente como consecuencia del menor grado de aislamiento de estas montañas orientales y efecto refugio diferencial ejercido por las montañas Balcánicas e Ibéricas tras la retirada de los hielos (Lobo *et al.*, 2007a y b).

¿Qué ocurre en las comunidades del Medio Atlas? ¿Puede encontrarse un relevo altitudinal similar entre los principales grupos taxonómicos? Como en otras cadenas montañosas del Paleártico occidental, existe una relación negativa entre la riqueza de especies de los dos principales grupos taxonómicos (Escarabeidos y Afodinos), disminuyendo la riqueza de Escarabeidos con la altura a partir de los 1.800 metros, pero no la riqueza de Afodinos, de modo que este último grupo posee un mayor peso comparativo en las comunidades coprófagas de altura. La disminución del número de

especies con la altitud es similar a la existente en otras regiones ibéricas: 5 especies de Afodinos y 2 de Escarabeidos cada 1.000 metros (ver Lobo *et al.*, 2007b). Sin embargo, al contrario de lo que ocurre en las montañas europeas, los datos provenientes del conjunto de localidades marroquíes se caracterizan por: i) no mostrar un incremento de especies a altitudes intermedias, ii) poseer siempre un porcentaje de Escarabeidos superior al de Afodinos, iii) mostrar una escasa relevancia de las especies de geotrípidos, y iv) presentar una escasa endemicidad como consecuencia, probablemente, del escaso papel que, como refugio, han ejercido las montañas marroquíes para este grupo de insectos.

Coincidiendo con lo señalado por Baraud (1985) y Lumaret (2007), en la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos del Medio Atlas, como en la del resto del Magreb, se manifestarían, al menos, tres líneas de dispersión. La primera y más diversificada, de origen Paleártico, que habría penetrado por el este (Oriente Próximo: Sinaí) y por los corredores orográficos mediterráneos más arriba comentados (procedente de la Europa occidental y septentrional): géneros *Sisyphus*, *Cheironitis*, *Onthophagus*, *Aphodius* y *Sericotrupes*. Otra de manifiesta procedencia Etiópica (*Scarabaeus*, *Gymnopleurus*, *Onitis*, *Euoniticellus*, *Caccobius* y *Euonthophagus*), que podría haber colonizado primero el norte de África y luego el sur de Europa. Una tercera la constituirían los elementos circunmediterráneos, sujetos a mayor o menor capacidad de dispersión⁷⁸ (*Stereopyge* y *Bubas*; *Thorectes*: respectivamente). Entre estas tres líneas se encontrarían las 7-8 especies, más arriba citadas, no comunes a la fauna ibérica: 2 endémicas y 5-6 relictas.

Los pasados episodios de especiación, extinción y dispersión (Ricklefs, 2004), como consecuencia de los movimientos tectónicos y las fluctuaciones bioclimáticas, habrían desempeñado un papel decisivo en la composición actual de la fauna aquí estudiada. Al producirse la conexión oligocénica (40-25 eones) entre Europa y Asia, así

⁷⁸ Varios autores (Coope, 1974 y 1979; Coope & Angus, 1975; Elias, 1994; Martín-Piera y López-Colón, 2000) señalan la importancia de la dispersión, en este -entre otros- grupo de coleópteros, en cuanto a su actual distribución geográfica, pero no en cuanto a deriva genética y especiación. La dispersión sería la principal respuesta ante las modificaciones ambientales, buscando las condiciones pérdidas según la tasa de dispersión y la “penetrabilidad” del territorio (Huntley & Birks, 1993; Webb *et al.*, 1993); es lo que se conoce como “limitantes de dispersión” (Freestone & Inouye, 2006). Únicamente, para la fauna inventariada en el presente estudio, *Thorectes armifrons* (dado el carácter áptero del grupo) podría suponer un caso de especiación por aislamiento geográfico.

como la desconexión Euroamericana⁷⁹, linajes diversificados en Asia habrían colonizado Europa y África (Hedges, 2001; Bossuyt *et al.*, 2006), a la par que otros africanos se dispersaban por Europa y Asia. En ese periodo el clima europeo y norteafricano sufre un enfriamiento y aridificación, apareciendo los medios abiertos (sabanas, estepas y pastizales) así como los desiertos africanos y asiáticos (Cox, 2000; Hedges, 2001; Woodward *et al.*, 2004). Ya a mediados del Mioceno (hace 23,3–5,2 x 10⁶ años), en Asia, se produce una segunda diversificación y posterior recolonización de África, Europa y Norteamérica, tras la conexión de Arabia y Turquía (Folinsbee & Brooks, 2007). Finalizando el Mioceno y paralelamente a la desecación de la cuenca mediterránea, que finalizaría con la completa apertura del estrecho de Gibraltar (ya en el Plioceno: 2,5 eones), vuelven a conectarse las biotas africanas y euroasiáticas con el surgimiento del clima mediterráneo (Suc, 1984) a comienzos del Pleistoceno (1,8 eones). Es entonces cuando la extrema aridificación forma el Sahara: un desierto que aislará, biótica y definitivamente, Europa y el Norte de África del resto de África (Suc, 1984).

En definitiva, la actual fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos del Medio Atlas estaría conformada, mayormente, por elementos procedentes de los sucesivos intercambios faunísticos terciarios (Lobo, 2007) entre Iberia y el Norte de África, mediante procesos de colonización horizontal. La escasa representación endémica y/o relictas sería el resultado de las sucesivas colonizaciones verticales asiáticas y africanas.

⁷⁹ Es entonces cuando la Península Ibérica se une definitivamente al continente europeo (López Martínez, 1989).

8.- BIBLIOGRAFÍA

- ÁDAM, L., 1979. Lamellicornia (Coleoptera) from Tunisia. *Folia Entomologica Hungarica*, 32 (1): 5-10.
- AGOGLITTA, R., BARBERO, E., RAGUSA, E. & ZUNINO, M., 2006. Catalogo sistematico e topografico dei Geotrupidae e Scarabaeidae degradatori della Sicilia e delle isole circumsiciliane (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Boletín S.E.A.*, 39: 181-204.
- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L., 1998. Coleópteros interesantes atraídos por las luces de Peñalba (Huesca). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 21: 19-20.
- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L., 2001. Un agresivo comportamiento alimentario de *Aphodius (Ammonoecius) lusitanicus* Ericsson, 1848 y nuevos datos sobre su corología y tropismo (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 29: 79-80.
- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L., 2002. *Catalogus de la entomofauna aragonesa*, 26 (Familia 42): Scarabaeidae. 23-32. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.
- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L., 2003. Los Scarabaeoidea Laparosticti de Navarra (I): actualización y nuevos datos corológicos (Coleoptera). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 32: 189-195.
- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L., 2008. Los Scarabaeoidea Laparosticti de Navarra (II): Familia Aphodiidae, nuevos datos y catálogo de especies (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Heteropterus*, 8 (1): en prensa.
- AGUESSE, P. & BIGOT, L., 1979-1980. Contribution a l'étude des coléoptères coprophages de la region de Casablanca, Maroc. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, 4: 69-80.
- AGUIRRE-PRADO, L., 1963. *La Mesta*. Publicaciones españolas. Ministerio de Información y Turismo. Colección Temas españoles, nº 439. Madrid. 30 pp.

AHRENS, D., 1994. Zu Taxonomie, Morphologie und verbreitung von *Euonthophagus crocatus* (Mulsant & Godart, 1870). (Insecta: Coleoptera, Scarabaeoidea). *Reichenbachia*, 30 (23): 141-148.

AHRENS, R. & ZORN, C., 1996. Interessante Scarabaeoidea-Funde (Col.) aus Marokko, mit Bemerkungen zur Taxonomie der *Aphodius sphacelatus* Panz.-Gruppe. *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 40 (1): 11-17.

ALFIERI, A., 1976. The Coleoptera of Egypt. *Mémoires de la Société Entomologique d'Égypte*, 5: 1-361.

ALGOWER, K., 1979. Effect of the scarab beetle *Trox suberosus* on the hatching success of the East Pacific Green Turtle *Chelonia mydas* Agassizi in the Galapagos Islands. *Inf. An. Estac. Ci. Ch. Darwin, Santa Cruz*: 152-154.

AMAT, G.D., LOPERA, A. & AMÉZQUITA, S., 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto de bosque altoandino, cordillera oriental de Colombia. *Caldasia*, 19 (1-2): 191-204.

AMÉZQUITA, S.J., FORSYTH, A., LOPERA, A. y CAMACHO, A., 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia colombiana. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 76: 113-126.

ANDERSON, J.M. & COE, M.J., 1974. Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment. *Oecologia (Berl)*, 14: 111-125.

ANDRESEN, E., 1999. Seed Dispersal by Monkeys and the Fate of Dispersed Seeds in a Peruvian Rain Forest. *Biotropica*, 31 (1): 145-158.

ANDRESEN, E., 2000. *The role of dung beetles in the regeneration of rainforest plants in Central Amazonia*. Ph. D. thesis. University of Florida.

ANDRESEN, E., 2001. Effects of dung presence, dung amount, and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 61-78.

ANDRESEN, E., 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27: 257-270.

ANDRESEN, E., 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecogeography*, 26: 87-97.

ANDRESEN, E., 2005. Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, Número Especial II: 73-84.

ANDUAGA, S., 2000. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México: con una compilación de las especies micetófagas. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 80: 119-130.

ANGELOV, P., 1965. Mistkäfer (Coprinae, Scarabaeidae) aus Bulgarien. *Travaux scientifique de l'école normale supérieure, Plovdiv, Biologie*, 3 (1): 95-109.

ARROW, G.J., 1931. Coleoptera Lamellicornia, Part III (Coprinae). En: *The Fauna of British India including Ceylon and Burma*. Taylor and Francis. London. 428 pp.

ARSUAGA, J.L. y MARTÍNEZ, I., 1998. *La especie elegida*. Temas de Hoy. Madrid. 342 pp.

ASSO DEL RÍO, I.J. de, 1784. *Introductio in Oryctographiam, et Zoologiam Aragoniae: Accedit Enumeratio stirpium in eadem Regione noviter detectarum*. Amsterdam. 192 pp. Láms. I-VII.

ÁVILA, J.M., 1984. *Estudio de los Escarabeidos coprófagos de las heces de équido y bóvido en Sierra Nevada (Col. Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 670 pp.

ÁVILA, J.M. y PASCUAL, F., 1986. Contribución al estudio de los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. II. Relaciones con la vertiente, naturaleza del suelo y el grado de humedad y vegetación del sustrato (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolm. Soc. port. Ent.*, (III-7) 7: 1-14.

ÁVILA, J.M. y PASCUAL, F., 1987a. Contribución al estudio de los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. I. Introducción e inventario de especies. *Boletín Asoc. esp. Entom.*, 11: 81-86.

ÁVILA, J.M. y PASCUAL, F., 1987b. Contribución al estudio de los Escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada (Granada). VI. Autoecología de las especies. Familia Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolm. Soc. Port. Ent.*, 3: 1-18.

ÁVILA, J.M. y PASCUAL, F., 1988a. Contribución al estudio de los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. III. Distribución altitudinal y temporal. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturale di Torino*, 6 (1): 217-240.

ÁVILA, J.M. y PASCUAL, F., 1988b. Contribución al estudio de los Escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. V. Autoecología de las especies: familias *Scarabaeidae* y *Geotrupidae*. *Eos*, 64: 15-38.

ÁVILA, J.M. y PASCUAL, F., 1989. Los *Scarabaeoidea* (Col.) coprófagos de los prados húmedos de alta montaña en Sierra Nevada (Granada, España). *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 13: 57-65.

ÁVILA, J.M., RUIZ, J.L. y SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1993. Citas nuevas o interesantes de *Scarabaeoidea* (Col.) coprófagos del Norte de África. *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, 6: 5-10.

ÁVILA, J.M. y SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1989. Citas nuevas de Escarabeidos coprófagos para la provincia de Málaga (España) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 13: 157-163.

ÁVILA, J.M. y SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1990. Contribución al conocimiento de las comunidades de Escarabeidos coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Autoecología de las especies de la familia *Aphodiidae* (Col., *Scarabaeoidea*). *Zoología Baetica*, 1: 147-164.

ÁVILA, J.M., SÁNCHEZ-PIÑERO, F. y PASCUAL, F., 1989. Sobre los *Scarabaeoidea* (Col.) coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Familia *Scarabaeidae*. *Anales de Biología*, 15: 19-71.

BÁGUENA, L., 1927. Los *Aphodius* Illiger de la provincia de Valencia (Col. *Scarab.*). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 179-183.

BÁGUENA, L., 1930. Las especies de *Aphodiini* (Col. *Scarab.*) de la provincia de Valencia. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 30: 313-322.

BÁGUENA, L., 1952. Algunas notas sobre entomología médico-legal. *Graellsia*, 10: 67-101.

BÁGUENA, L., 1955. *Scarabaeoidea* nuevos o muy interesantes de la fauna íbero-balear y pirenaica. *Eos*, 31: 275-295.

BÁGUENA, L., 1959. Notas sobre ecología y etología de los *Scarabaeoidea* ibéricos de interés en edafología (Col.). *Graellsia*, 17 (1-3): 29-44.

BÁGUENA, L., 1960. Los *Troginae* ibéricos (Col., *Scarabaeidae*). *Graellsia*, XVIII (4-6): 147-152.

BÁGUENA, L., 1967. *Scarabaeoidea de la fauna íbero-balear y pirenaica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto Español de Entomología. Madrid. 576 pp.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P., 1989. Contribución al conocimiento de las especies de *Scarabaeoidea* coprófagas (Col., *Phytophaga*) del País Vasco. I: Fam. *Geotrupidae*. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 4: 173-180.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P., 1990. Contribución al conocimiento de las especies de Scarabaeoidea coprófagas (Col., Phytophaga) del País Vasco. II: Fam. Scarabaeidae. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 5: 111-135.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P., 2006. *Escarabajos de Vizcaya*. Fundación Bilbo Bitzkaia Kutxa. Bilbao. 167 pp.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P., ALCORTA, J., GARCÍA, M. y SANTAMARÍA, Y., 1988. Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos de las heces de ganado vacuno y equino presentes en la provincia de Bizkaia. *Kobie*, XVII: 67-77.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P. y MARTÍNEZ-PORRES, R., 2003. *Guía de los coleópteros de Cantabria*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio del Gobierno de Cantabria. Santander. 240 pp.

BAILEY, W.J. & RIDSDILL-SMITH, T.J. (Eds.), 1990. *Reproductive behaviour in Insects-Individuals and Populations*. Chapman & Hall. London. 356 pp.

BAKER, C.V., 1968. Larval taxonomy of the Troginae with notes on biologics and life histories (Coleoptera Scarabaeoidea). *Bulletin of the United States National Museum*, 279: 1-79.

BALMFORD, A. & MACE, G. (Eds.), 1998. *Conservation in a Changing World*. Cambridge University Press. Cambridge. 320 pp.

BALLERIO, A., 1994. Sulla distribuzione di *Thorectes hoppei* in Italia (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Natura Bresciana*, [1993], 29: 213-220.

BALTHASAR, V., 1963. *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palaearktischen und Orientalischen Region (Coleoptera Lamellicornia)*, 3 vols. Tschechoslowak Akademie der Wissenschaften. Vol. 1, 391 pp.; vol. 2, 627 pp.; vol. 3, 653 pp.

- BANG, H.S., LEE, J.-H., KWON, O.S., NA, Y., JANG, Y.S. & KIM, W.H., 2005. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 29: 165-171.
- BARAUD, J., 1960. Un nouvel Onthophagus Latr. du Maroc. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 29: 232-233.
- BARAUD, J., 1965a. Révision du sous-genre Thorectes Mulsant. 2^{ème} note : les espèces africaines. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc.*, 45 : 137-156.
- BARAUD, J., 1965b. Allotrupes mandibularis Reitter, Geotrupidae méconnu de la faune marocaine. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 45 : 157-158.
- BARAUD, J., 1970. Révision du sous-genre Thorectes Muls. 5^{ème} note : T. coiffaiti, nouvelle espèce du Maroc. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 38: 359-360.
- BARAUD, J., 1971a. Complément au catalogue des Scarabaeoidea du Maroc. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 51 : 213-220.
- BARAUD, J., 1971b. Révision des *Aphodius* paléarctiques du sous-genre Ammoecius Muls. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 76 : 63-71.
- BARAUD, J., 1975. Coléoptères Scarabaeoidea nouveaux ou méconnus d'Espagne et du Maroc. *Eos*, 49 : 37-47.
- BARAUD, J., 1977. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale. Belgique, France, Grande Bretagne, Italia, Péninsule Ibérique. *Nouv. Rev. Ent.*, Toulouse, *Suppl.*, IV, 7 (3): 1-352.
- BARAUD, J., 1978. Une nouvelle espèce d'*Aphodius* du Maroc. *Nouv. Rev. Ent.*, 8 (1): 53-55.
- BARAUD, J., 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï*. Éditions Lechevalier. Paris. 651 pp.

- BARAUD, J., 1987. Coléoptères *Scarabaeoidea* du nord de l'Afrique : addenda et corrigenda. *Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.), Paris*, 23 (4): 351-366.
- BARAUD, J., 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Faune de France, 78. Société Linnéenne de Lyon. Lyon. 856 pp.
- BARAUD, J., 1993. Les Coléoptères Lucanoidea de l'Europe et du Nord de l'Afrique. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 62 (2): 42-4.
- BARAUD, J., 1994. Coléoptères Scarabaeoidea des Archipels atlantiques: Açores, Canaries et Madère. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 63 (2): 37-64.
- BARBERO, E., PALESTRINI, C. & ROLANDO, A., 1999. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, 3: 75-84.
- BASELGA, A y NOVOA, F., 2004. Coleópteros del Parque Natural de las Fragas del Eume (Galicia, noroeste de la Península Ibérica), II: Scarabaeoidea, Buprestoidea, Byrrhoidea, Elateroidea, Bostrichoidea, Lymexyloidea, Cleroidea, Cucujoidea, Tenebrionoidea, Chrysomeloidea y Curculionoidea. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 28 (1-2): 121-143.
- BAZ, A., 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de Escarabeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 24 (2): 203-210.
- BEDDEL, L., 1892. Révision des Scarabaeus paléartiques. *L'Abeille*, 27: 281-288.
- BEERLI, P., HOTZ, H. & UZZELL, H., 1996. Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for the Aegean water frogs. *Evolution*, 50: 1.676-1.687.
- BELAZIZ, F., 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région de Fès-Saïs*. Certificat d'Etudes Approfondies de Ecologie. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 65 pp.

BEHLING MIRANDA, C.H., 2006. Contribución del escarabajo estercolero africano en la mejoría de la fertilidad del suelo. *Actas X Seminario de Pastos y Forrajes, Brasil*: 187-200.

BENÍTEZ-DONOSO, A y GARCÍA-PARRÓN, M^a.J., 1985. Los *Scarabaeoidea* (Coleoptera) de la colección del Departamento de Zoología de la Universidad de Oviedo. IV. Familias *Aphodiidae* y *Trogidae*. *Bol. Cien. Nat. I. D. E. A.*, 36: 39-48.

BENNET, K.D., TZEDAKIS, P.C. & WILLIS, K.J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18: 103-115.

BENSLIMANE, M.A., 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région d'Ifran*. Certificat d'Etudes Approfondies de Ecologie. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 65 pp.

BERCEDO, P., 1997. El género *Omorgus* Ericsson, 1847 en la Península Ibérica (Coleoptera: Scarabaeoidea, Trogidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 17: 29-31.

BERGLUND, B.E., 1986. *Handbook of Holocene Palaecology and Palaeohydrology*. Willey. New York. 869 pp.

BERGSTROM, B.C., 1983. *Aphodius* beetles as biological control agents of elk lungworm, *Dictyocaulus hadweni*. *Proceedings of the helminthological Society of Washington*, 50: 236-239.

BERGSTROM, B.C., MAKI, R.L. & WERNER, B.A., 1976. Small dung beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostonglyd eggs in sheep and cattle feces. *Proceedings of the Helminthology Society of Washington*, 43: 171-174.

BERNON, G., 1981. *Species Abundance and Diversity of the Coleoptera Component of a South African Cow Dung Community, and associated Insect Predators*. Ph. D. diss., Univ. of Bowling Green, Ohio.

BERTONE, M.A, GREEN, J., WASHBURN, S., POORE, M., SORENSON, C. & WATSON, D.W., 2005. Seasonal activity and species composition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) inhabiting cattle pastures in North Carolina (USA). *Annals of the Entomological Society of America*, 98: 309-321.

BERTONE, M.A, GREEN, J., WASHBURN, S., POORE, M. & WATSON, D.W., 2006. The contribution of tunnelling dung beetles to pasture soil nutrition. *Online. Forage and Grazinglands* doi: 10.1094/FG-2006-0711-02-rs.

BIRKS, H.J.B., 1986. Late-Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe. En: *Handbook of Holocene Palaecology and Palaeohydrology*. Berglund, B.E. (Ed.). Willey. New York: 39-56.

BLANCO-VILLERO, J.M., 1988. Algunos Escarabeidos coprófagos (Col. Scarabaeoidea) interesantes de las serranías de Cuenca y Albarracín. *Boletín Grupo Entomológico de Madrid*, Vol.3: 45-47.

BLANCO-VILLERO, J.M., 1992. Nuevos datos sobre la presencia de *Trox* (*Trox*) *cotognanensis* Compte, 1985 en el sur de la Península Ibérica (Col., Scarab., Trogidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 9 (2): 117.

BLANCO VILLERO, J.M., SÁEZ BOLAÑO, J.A., BAHILLO DE LA PUEBLA, P. y LÓPEZ-COLÓN, J.I., 2007. Scarabaeoidea (Coleoptera) de la Sierra de Tudía (Badajoz, Extremadura, España): II. Inventario preliminar de especies. *Boletín S.E.A.*, 41: 347-357.

BLUME, R.R., MATTER, J.J. & ESCHLE, J.L., 1973. *Onthophagus gazella*: effect on survival of horn flies in the laboratory. *Environ. Entomol.*, 2: 811-813.

BORDÁCS, S., POPESCU, F., SLADE, D., CSAIKL, U.M., LESUR, I., BOROVICS, A., KÉZDY, P., KÖNING, A.O., GÖMÖRY, D., BREWER, S., BURG, K. & PETIT, R.J., 2001. Chloroplast DNA variation of white oaks in northern Balkans and in the Carpathian Basin. *Forest Ecology and Management*, 156: 197-209.

BORNEMISSZA, G.F., 1960. Could dung eating insects improve our pastures? *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 75: 54-56.

BORNEMISSZA, G.F., 1969. A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia, Jena*, 9: 223-225.

BORNEMISSZA, G.F., 1970. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *J. Aust. entomol. Soc.*, 9: 31-41.

BORNEMISSZA, G.F., 1976. The Australian dung beetle Project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, 30: 1-32.

BORNEMISSZA, G.F. & WILLIAMS, C.H., 1970. An effect dung beetle activity on a plant yield. *Pedobiologia*, 10: 1-7.

BOSSUYT, F., BROWN, R.M., HILLIS, D.H., CANNATELLA, D.C. & MILINKOVITCH, M.C., 2006. Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: Late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family Ranidae. *Systematic Biology*, 55: 579-594.

BOTES, A., McGEOCH, M. & VAN RENSBURG, B.J., 2006. Elephant and human-induced changes to dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages in the Maputa-land Centre of Endemism. *Biological Conservation*, 130: 573-583.

BOUCHER, J.F., 1990. Captures intéressantes de Coléoptères Scarabaeoidea coprophages au Maroc. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 59 (2) : 49-55.

BOUCOMONT, A., 1921. Synopsis des Oniticellini d'Afrique. *Rev. Zool. Afr.*, 9 : 197-234.

BOVO, B. & ZUNINO, M., 1983. Nuovi generi dei Geotrupini (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae) asiatici. *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali*, 1 (2): 397-416.

BRAHIM, A., 1986. *Contribution à l'étude de la communauté coprophile de l'Oued Mellah a Mohammedia*. Certificat d'Etudes Approfondies d'écologie et génétique des populations. Université Mohammed V. Faculté des Sciences Rabat. Rabat. 57 pp.

BRANCO, T., 1983. Redécouverte d'*Aphodius putoni* Reitter (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 13 (2) : 191-195.

BREHM, A., 1855. *Reiseskizzen aus Nordostafrika*. Jena. 3 tomos.

BREWER, S., CHEDDADI, R., De BEAULIEU, J.L., REILLE, M. & Data contributors, 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, 156: 27-48.

BRIMLEY, C.S., 1938. *The insects of North Carolina, being a list of the insects of North Carolina and their close relatives*. North Carolina Dept. Agr., Div. Ent., Raleigh. 560 pp.

BROWN, W.J., 1940. Notes on the American distribution of some species of Coleoptera common to the European and North American continents. *Canadian Ent.*, 72 (4): 65-78.

BROWN, W.J., 1967. Notes on the extralimital distribution of some species of Coleoptera. *Canadian Ent.*, 99 (1): 85-93.

BROWN, J.H., 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. Chicago.

BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V., 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. 692 pp.

BROWNE, D.J. & SCHOLTZ, C.H., 1995. Phylogeny of the families of the Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology*, 20: 145–173.

BROWNE, D.J. & SCHOLTZ, C.H., 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, 23: 307–326.

BROWNE, D.J. & SCHOLTZ, C.H., 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 24: 51–84.

BRUSSAARD, L., 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 126 (10): 203–231.

BRYAN, R.P., 1973. The effects of dung beetle activity on the numbers of parasitic gastrointestinal helminth larvae recovered from pasture samples. *Aust. J. Agric.*, 24: 161–168.

BRYAN, R.P. & KEER, J.D., 1989. Factors affecting the survival and migration of the free-living stages of gastrointestinal nematode parasites of cattle in Central Queensland. *Veterinary Parasitology*, 30: 315–326.

BURMEISTER, F., 1936. Bauten und Brutfürsorge der Mistkäfer. *Entomologische Blätter*, 32: 58–65.

CABRERA, A., 1954. *Zoología pintoresca*. Editorial Ramón Sopena. Barcelona. 669 pp.

CABRERO-SAÑUDO, F.J., 2004. *Análisis filogenético de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) ibéricos. Composición faunística, distribución y diversidad de especies en la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 555 pp.

CABRERO-SAÑUDO, F.J., DELLACASA, M., MARTÍNEZ, I. y DELLACASA, G., 2007. Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). En: Zunino, M. y Mélic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 69-92.

CABRERO-SAÑUDO, F.J. & LOBO, J.M., 2000. Los Scarabaeoidea Laparosticti (Coleoptera) del Archipiélago Canario depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. *Graellsia*, 56: 107-109.

CABRERO-SAÑUDO, F.J. & LOBO, J.M., 2006. Determinant variables of Iberian Peninsula Aphodiinae diversity (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Journal of Biogeography*, 33: 1.021-1.043.

CABRERO-SAÑUDO, F.J. y ZARDOYA, R., 2004. Phylogenetic relationships of Iberian Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 1804-1100.

CAMBEFORT, Y., 1982. Nidification behaviour of Old World Oniticellini (Coleoptera, Scarabaeidae). En: *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach*. Halffter, G. & Edmonds, W.D. (Eds.). Publicación nº 10 del Instituto de Ecología. México: 141-145.

CAMBEFORT, Y., 1986. Rôle des coléoptères Scarabaeidae dans l'enfouissement des excréments en savane guinéenne de Côte-d'Ivoire. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*, 7 (1): 17-25.

CAMBEFORT, Y., 1987. Le scarabée dans l'Égypte ancienne. Origine et signification du symbole. *Rev. Hist. Religions*, 204: 3-46.

CAMBEFORT Y., 1991a. Biogeography and evolution, En: Hanski I., Cambefort Y. (Eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, New Jersey, 1991, pp. 51–67.

CAMBEFORT, Y., 1991b. From Saprohagy to Coprophagy. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. Princeton, New Jersey: 22-35.

CAMBEFORT, Y., 1995. Deux nouvelles espèces du genre *Neonitis* Péringuey, 1901, et note sur la phylogénie et la biogéographie des Onitini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revue Française d'Entomologie*, 17 (2) : 41-48.

CAMBEFORT, Y. & HANSKI, I., 1991. Dung Beetle Population Biology. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 36-50.

CAMBEFORT, Y. & LUMARET, J.P., 1983. Nidification et larves des *Oniticellini* afro-tropicaux (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. France*, 88 (7/8): 542-569.

CARDONA, F., 1872. *Catálogo Metódico de los coleópteros de Menorca*. Mahón. 120 pp.

CARNE, P.B., 1956. An ecological study of the pasture scarab *Aphodius howitti* Hope. *Australian Journal of Zoology*, 4: 259-314.

CARPANETO, G.M., 1975. Nota sulla distribuzione geografica ed ecologica dei Coleotteri Scarabaeoidea Laparosticti nell'Italia Appenninica (I. Contributo). *Bollettino della Associazione Romana di Entomologia*, 29 (3-4): 32-54.

CARPANETO, G.M., 1979. Sulla presenza di *Onitis belial* F. in Italia (Liguria occidentale) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bollettino Della Associazione Romana di Entomologia*, 34: 73-76.

CARPANETO, G.M., MAZZIOTTA, A. & PIATELLA, E., 2005. Changes in food resources and conservation of scarab beetles: from sheep to dog dung in a green urban area of Rome (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biological Conservation*, 123: 547-556.

CARPANETO, G.M., MAZZIOTTA, A. & VALERIO, L., 2007. Inferring species decline from collection records: Soller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). *Diversity and Distributions*, Journal compilation©2007. Blackwell Publishing Ltd.

CARRIÓN, E., 1961. Scarabaeoidea (Col.) de Almería y su provincia. *Archivos del Instituto de Aclimatación*, 10: 99-126.

CARTAGENA, M.C. y VIÑOLAS, A., 2004. Estudio de los Escarabeidos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) de las sierras de Salinas y Onil (Alicante). *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 72: 49-60.

CARTWRIGHT, O.L., 1934. A list of Scarabaeidae collected at Clemson Collage, South Carolina (Coleoptera). *Ent. News*, 45 (9): 237-240 y 45 (10): 268-269.

CHAMPION, G.C., 1904. An entomological excursion to Moncayo, N. Spain. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1904: 81-102.

CHAPMAN, T.A., 1869-1870. *Aphodius porcus*, a cuco parasite on *G. stercorarius*. *Ent. Monthly Mag.*, vol.5: 273-276 y vol.6: 230-231.

CHAO, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43: 783-791.

CHAO, A. & LEE, S.M., 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87: 210-217.

CHAO, A., MA, M.-C. & YANG, M.C.K., 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika*, 80: 193-201.

CHAPMAN, C.A., CHAPMAN, L.J., VULINEC, K., ZANNE, A. & LAWES, M.J., 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate and seedling diversity. *Biotropica*, 35: 382-393.

CHAVANON, G., 1990. Note sur les Scarabaeoidea du Maroc Oriental. Quelques localités ou espèces nouvelles pour la région. *L'Entomologiste*, 46 (6): 283-286.

CHAVANON, G. & BOURAADA, K., 1996. Coléoptères nouveaux ou intéressants de la région de Figuig (Sud-Est du Maroc): compléments et nouvelles données. *L'Entomologiste*.

CHEYLAN, G., 1990. Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. En: *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Groves, R.H. & Di Castri, F. (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge, UK: 227-262.

CHIN, K. & GILL, B., 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web. *Palaios*, 11: 280-285.

CHOE, J.C. & CRESPI, B., 1997. *The evolution of social behavior in Insects and Arachnids*. Princeton University Press. New Jersey. 551 pp.

CHRISTENSEN, C.M. & DOBSON, R.C., 1976. Biological and Ecological studies on *Aphodius distinctus* (Müller) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The American Midland Naturalist*, 95: 242-249.

CHRISTENSEN, C.M. & DOBSON, R.C., 1977. Biological studies on *Aphodius fimetarius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, 50: 129-134.

CLARKE, K.R., SOMERFIELD, P.J. & CHAPMAN, M.G., 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.

CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M., 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to statistical Analysis and Interpretation*. 2ª edición, PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom. 172 pp.

CLOUËT, L., 1896. Description de deux Aphodiens nouveaux et notes sur divers Coléoptères de la tribu des Aphodiens. *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 1: 371-373.

COBOS, A., 1949. Coleópteros de los alrededores de Málaga. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 47: 563-609.

COLWELL, R.K., 2000. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples* (Software and User's Guide), version 6.0. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

COLWELL, R.K. & CODDINGTON, J.A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series Biological Sciences*, 345: 101-118.

COMPTE, A., 1953. Algunos coleópteros de Palma y sus alrededores. *Bol. H. N. Baleares*, 1: 15-20.

COMPTE, A., 1966. Resultados de una expedición zoológica a las islas Pitiusas 2. Coleópteros. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)*, 64: 239-275.

COMPTE, A., 1968. La fauna de Menorca y su origen. *Rev. Menorca*, nº Extr., Ateneo de Mahón ed. 212 pp.

COMPTE, A., 1975. Notas sobre las especies españolas de *Aphodius* del subgénero *Ammoecius* (Col. Scarabaeidae). *Graellsia*, 29: 79-94.

COMPTE, A., 1986. Los Coleópteros *Scarabaeoidea* del Coto Doñana (Huelva). *Actas de las VIII Jornadas de la Asociación Española de Entomología*, Sevilla: 524-525.

CONIL, P.A., 1880. Etudes sur l'*Acridium paranense* Burm., ses variétés et plusieurs insectes qui le détruisent. *Periódico Zoológico. Sociedad Zoológica Argentina*, 3: 177-257.

COOPE, G.R., 1974. Interglacial coleoptera from Bobbitshole, Ipswich, Suffolk. *Journal of the geological Society, London*, 130: 333-340.

COOPE, G.R., 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography, and ecology. *Annual Review of Ecology and systematics*, 10: 246-267.

COOPE, G.R. & ANGUS, R.B., 1975. An ecological study of a temperate interlude in the middle of the last glaciation, based on fossil Coleoptera from Isleworth, Middlesex. *Journal of Animal Ecology*, 44 (2): 365-392.

COSSON, J.F., HUTTERER, R., LIBOIS, R., SARÁ, M., TABERLET, P. & VOGEL, P., 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia. Soricidae). *Molecular Ecology*, 14: 1.151-1.162, 95: 509-516.

COX, C.B., 2000. Plate tectonics, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz*, 95: 509-516.

CRAWLEY, M.J., 1993. *GLIM for ecologist*. Blackwell Scientific, Oxford.

CROVETTI, A., 1971. Ricerche eco-etologiche su *Typhaeus momus* (*Chelotrupes*) *hiostius* Gené. *Studi Sassaresi*, 19: 1-71.

CROVETTI, A., RASPI, A., PARAPATTI, B., SANTINI, L. & Malfatti, P., 1984. Osservazioni eco-etologiche sul coleottero geotrupino *Thorectes intermedius* (Costa) (Coleoptera, Geotrupidae). VIII Contributo alla conoscenza dei coleotteri scarabaeoidi. *Frustula Entomologica N.S.*, 6 (19): 1-23.

CUNÍ Y MARTORELL, M., 1895. Excursión entomológica a varias localidades de la provincia de Gerona (Cataluña). *Anales de la sociedad Española de Historia Natural*, 14: 51-73.

DACKE, M., NORDSTRÖM, P. & SCHOLTZ, C. H., 2003. Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus*. *The Journal of Experimental Biology*, 206: 1.535-1.543.

DACKE, M., BYRNE, M.J., SCHOLTZ, C.H. & WARRANT, E.J., 2004. Lunar orientation in a beetle. *Proc. R. Soc. Lond.*, 271: 361-365.

DALY, M. & WILSON, M., 1983. *Sex, Evolution, and Behavior*. Boston. Willard Grant Press.

DANA, L.P., 2004. Species diversity and seasonal abundance of Scarabaeoid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae and Trogidae) attracted to cow dung in Central New Jersey. *J. New York Entomol. Soc.*, 112 (4): 334-347.

DARIAS DE LAS HERAS, V., 2002. El africanismo español y la labor comunicadora del Instituto de Estudios Africanos. *Revista Latina de Comunicación Social*, 46. Recuperado el 31 de diciembre de 2007 de: <http://www.ull.es/publicaciones/latina/2002/latina46enero/4601darias.htm>

DAVIS, A.L.V., 1977. *The endocoprid dung beetles of Southern Africa (Coleoptera: Scarabaeidae)*. Thesis. Rhodes University. Grahamstown. 134 pp.

DAVIS, A.J., HOLLOWAY, J.D., HUIJBREGTS, H, KRIKKEN, J., KIRK-SPRIGGS, A.H. & SUTTON, S.L., 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of Northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38: 593-616.

DAVIS, A.L.V. & SCHOLTZ, C.H., 2001. Historical versus ecological factors influencing global patterns of scarabaeine. Dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 7: 161-174.

DAVIS, A.L.V., SCHOLTZ, C.H. & PHILIPS, T.K., 2002. Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29: 1.217–1.256.

DE JONG, H., 1998. In search of historical bio-geographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65: 99-164.

DE LA FUENTE, J.M., 1897. Datos para la fauna de Ciudad Real. I. *Actas Soc. esp. Hist. Nat.*, 26: 129-132.

DE LA FUENTE, J.M., 1907. Sinopsis de los Aphodiini de la Península Ibérica con inclusión de las Baleares y Pirineos. *Boletín Sociedad aragonesa de Ciencias Naturales*, 6: 431-464.

DE LA FUENTE, JM:, 1917. Enumeración de las especies zoológicas que han sido descritas por primera vez sobre ejemplares procedentes de la provincia de Ciudad Real. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 17: 277-299.

DE LA FUENTE, J.M., 1926. Catálogo sistemático-geográfico de los coleópteros observados en la Península Ibérica, Pirineos propiamente dichos y Baleares. *Bol. Soc. Ent. Esp.*, 9: 24-36, 83-96 y 134-160.

DE LA VILLA, M.A., 1992. Estudio de los Escarabeidos coprófagos (Col. Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae) de la Sierra de Urbión. Memoria de Licenciatura. Universidad de Alicante.

DELGADO, A. y SALGADO, J.M., 1982. Nuevos datos y observaciones sobre *Onthophagus latigena* d'Orbigny. IV (Col., Scarabaeidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 12 (1): 73-75.

DELGADO, A. y SALGADO, J.M., 1990. Los *Aphodiini* (Col. *Scarabaeoidea*) coprófagos de los alrededores de Ávila. *Cuadernos abulenses*, 13: 79-120.

- DELLACASA, G., 1983. Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiini). *Monografie I. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 1: 1-463.
- DELLACASA, M., 1988. Contribution to a World-wide Catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitogitidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, Genova, [1987] 66: 1- 455.
- DELLACASA, M. & DELLACASA, G., 2005. Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie Soc. Entomol. ital.*, 84: 45-101.
- DELLACASA, M. & DELLACASA, G., 2006a. Tribe Aphodiini. En: *Catalogue of Palearctic Coleoptera*, vol. 3. Löbl, I. & Smetana, A. (Eds.). Apollo Books. Strenstrup. 690 pp.
- DELLACASA, M. & DELLACASA, G., 2006b. *Fauna d'Italia. Coleoptera Aphodiidae Aphodiinae*. Accademia Nazionale Italiana di Entomologia, Unione Zoologica Italiana. Ed. Calderini, Bologna, 484 pp.
- DELLACASA, G. & PITTINO, R., 1985. *Aphodiidae* collected during a trip to Morocco, with description of a new species (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, III: 65-72.
- DEWHURST, C.F., 1979-80. Notes on some dung beetles collected in Morocco (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Inst. Sci. Rabat*, 4: 53-68.
- DOHERTY, W.M., STEWART, N.P., COBB, R.M. & KEIRN, P.J., 1994. *In vitro* comparison of the larvicidal activity of moxidectin and abamectin against *Onthophagus gazella* (F.) (Coleoptera: Scarabaeidae) and *Haematobia irritans* De Meijere (Diptera: Muscidae). *J. Aust. Entomol. Soc.*, 33: 71-74.
- D'ORBIGNY, H., 1898. Synopsis des Onthophagides paléarctiques. *L'Abeille*, 29 : 117-254.

D'ORBIGNY, H., 1913. Synopsis des Onthophagides d'Afrique. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 82: 1-742.

D'ORBIGNY, H., 1915. Supplément au Synopsis des Onthophagides d'Afrique. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 84: 375-401.

DOUBE, B.M., 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetles assemblages. *Ecological Entomology*, 15: 371-383.

DOUBE, B.M. & MOOLA, F., 1988. The effect of the activity of the African dung beetle *Catharsius tricornotus* De Geer (Coleoptera: Scarabaeidae) on the survival and size of the African buffalo fly, *Haematobia thirouxi potans* (Bezzi) (Diptera: Muscidae), in bovine dung in the laboratory. *Bull. Ent. Res.*, 78: 63-73.

DUDLEY, J.P., 2000. Seed Dispersal by Elephants in Semiarid Woodland Habitats of Hwange National Park, Zimbabwe. *Biotropica*, 32 (3): 556-561.

EDWARDS, P.B. & ASCHENBORN, H.H., 1987. Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles: Implications for pasture productivity and fly control. *Journal of Applied Ecology*, 24: 837-851.

ELIAS, S.A., 1994. *Quaternary Insects and their environments*. Smithsonian Institution Press. Washington & London. 284 pp.

EMDEN, F.I., 1941. Larvae of British beetles. II. A key to the British Lamellicornia larvae. *The Entomologist's monthly Magazine*, 77: 117-192.

ERROUSSI, F., HALOTI, S., JAY-ROBERT, P., JANATI-IDRISSI, A. & LUMARET, J.-P., 2004a. Effects of the attractiveness for dung beetles of dung part origin and size along a climatic gradient. *Environmental Entomology*, 33, 1: 45-53.

ERROUSSI, F., JAY-ROBERT, P., LUMARET, J.P. & PIAU, O., 2004b. Composition and structure of dung beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae)

assemblages in mountain grasslands of the Southern Alps. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97: 701-709.

ESCALERA, M.M. DE LA, 1914. Los Coleópteros de Marruecos. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Serie Zoológica*, 11: 1-553.

ESCALERA, M.M. DE LA, 1925. Especies nuevas de Lamellicornios de Marruecos. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 25: 422-436.

ESCOBAR, F., 1994. *Excremento, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al sur occidente de Colombia*. Tesis Universidad del Valle. Cali, Colombia. 69 pp.

ESCOBAR, F., LOBO, J.M. & HALFFTER, G., 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in Colombian Andes. *Global Ecol. Biog.*, 14: 327-337.

ESCOBAR, F., LOBO, J.M. & HALFFTER, G., 2006. Assessing the origin of Neotropical mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *J. Biogeogr.*, 33: 1.793-1.803.

ESPAÑOL, F., 1943. Contribución al conocimiento de los coleópteros de Ibiza y Formentera y un nuevo *Heliophilus* ibérico (Col., Tenebrionidae). *Anales de la Sociedad Española para el Progreso de las Ciencias*, 8 (1): 93-108.

ESPAÑOL, F., 1949. Coleópteros de las Pitiusas (Baleares occidentales) (Fam. Scarabaeidae). *Graellsia*, 7: 81-89.

ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R., 1991. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Entomology*, 7: 459-474.

ESTRADA, A., HALFFTER, G., COATES-ESTRADA, R. & MERRITT, Jr. D., 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata* Gray.) and omnivore

(*Nasua larica* Linnaeus) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 9: 45-54.

FABRÉ, J.H., 1925. Le Trox perlé. En : *Souvenirs Entomologiques*, pp. 291-302. Librairie Delagrave, Paris.

FAITH, D.P., MINCHIN, P.R. & BELBIN, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69: 57-68.

FATIMA, B., 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région de Fès Saïs*. Certificat d'Etudes Approfondies de Biologie Animale. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 43 pp.

FAY, H.A.C. & DOUBE, B.M., 1983. The effect of some coprophagous and predatory beetles on the survival of immature stages of the African buffalo fly, *Haematobia thirouxii potans*, in bovine dung. *Z. Ang. Entomol.*, 95: 460-466.

FEER, F., 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.*, 15: 129-142.

FERNÁNDEZ-SIGLER, A., 1986. *Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados en la Sierra de Alfacar (Granada) (Col., Scarabaeoidea)*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Granada. 185 pp.

FILLAT, F. y MONTSERRAT, P., 1981. Dinamismo ecológico de los pastos de montaña. *Pastos*, 11: 97-101.

FINCHER, G.T., 1973. Nidification and reproduction of *Phanaeus* spp. in three textural classes of soil (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 27 (1): 33-37.

FINCHER, G.T., 1975. Effects of dung beetle activity on the number of nematode parasites acquired by grazing cattle. *J. Parasit.*, 61: 759-762.

- FINCHER, G.T., 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Georgia entomological Society*, 16: 316-333.
- FINCHER, G.T., 1992. Injectable ivermectin for cattle: Effects on some dung-inhabiting insects. *Environ. Entomol.*, 21: 871-876.
- FINCHER, G.T., MONSON, W.G. & BURTON, G.W., 1981. Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of coastal Bermudagrass. *Agron. J.*, 73: 775-779.
- FINCHER, G.T. & WANG, G.T., 1992. Injectable moxidectin for cattle: Effects on 2 species of burying beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Southwest. Entomol.*, 17: 303-306.
- FINN, J.A. & GILLER, P.S., 2000. Patch size and colonization patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography*, 23: 315-327.
- FLOATE, K.D., 1998. Off-target effects of ivermectin on insects and on dung degradation in southern Alberta, Canada. *Bull. Entomol. Res.*, 88: 25-35.
- FOLINSBEE, K.E. & BROOKS, D.R., 2007. Miocene hominoid biogeography: pulses of dispersal and differentiation. *Journal of Biogeography*, 34: 383-397.
- FORGET, P.-M., LAMBERT, J., HULME, P. & WANDER WAL, S.B. (Eds.), 2005. *Seed fate. Predation, dispersal and seeding establishment*. CABI Publishing. Oxon, UK. 410 pp.
- FORGIE, S., T.K. PHILIPS & SCHOLTZ, C.H., 2005. Evolution of the Scarabaeini (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Systematic Entomology*, 30: 60-96.
- FRANCOTTE, A., 1998. Ernst Jünger ou l'entomologiste écrivain. *Lambillionea*, Numéro spécial. 48 pp.

FRANCOTTE, A., 2000. ...juengeri, Juengeria, juengeriorum etc. *Lambillionea*, Número spécial. 48 pp.

FREESTONE, A.L. & INOUE, B.D., 2006. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87: 2.415-2.432.

FRENGUELLI, J., 1938. Bolas de Escarabeidos y nidos de véspidos fósiles. *Physis, Buenos Aires*, 12: 348-352.

FREUDE, H., HARDE, K.W. & LOHSE, G.A. (Eds.), 1969. *Die Käfer Mitteleuropas*. Goecke und Evers. Krefeld. 388 S., 1449 Abb.

FURNEAUX, W., 1894. *The out-door world or young collector's handbook*. Longmans, Green, and Co. Londres. 411 pp.

GALANTE, E., 1978. *Los Scarabaeoidea (Col.) de las heces de vacuno de la Provincia de Salamanca*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. 221 pp.

GALANTE, E., 1979. Los *Scarabaeoidea* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca (Col.). II: Familia *Scarabaeidae*. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 3: 129-152.

GALANTE, E., 1983a. Los *Scarabaeoidea* (Col.) de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca. III. Familia *Aphodiidae*. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 6 (2): 179-200.

GALANTE, E., 1983b. Primera contribución al conocimiento de los Escarabeidos (Col., *Scarabaeoidea*) del Pirineo Altoaragonés. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 7: 19-29.

GALANTE, E., 1983c. Sobre los Escarabeidos (Col. *Scarabaeoidea*) de la Península Ibérica (I). *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 7: 55-68.

GALANTE, E., 1992. Escarabeidos coprófagos. En: *El libro de las Dehesas salmantinas*. Junta de Castilla y León, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial. Salamanca: 905-927.

GALANTE, E. y CARTAGENA, M.C., 1998. Comparison of Mediterranean dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in cattle and rabbit dung. *Environmental Entomology*, 28 (3): 420-424.

GALANTE, E. y RODRÍGUEZ-MENÉNDEZ, H., 1989. Análisis de la distribución de Scarabaeidae en la provincia Orocantábrica (Cordillera Cantábrica) (Col., Scarabaeoidea). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 13: 385-406.

GALANTE, E., GARCÍA-ROMÁN, M., BARRERA, I. y GALINDO, P., 1991. Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding Scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the mediterranean “Dehesa” area of the Iberian Peninsula. *Environmental Entomology*, 20 (1): 90-97.

GALANTE, E., RODRÍGUEZ-ROMO, J. y GARCÍA-ROMÁN, M., 1989. Distribución y actividad anual de los Onthophagini (Col., Scarabaeidae) en la provincia de Cáceres (España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 12: 333-352.

GALANTE, E. y STEBNICKA, Z., 1993. Los *Aphodiidae* de la provincia de Cáceres, España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta entomologica*, 25 (1): 309-324.

GALANTE, E. & STEBNICKA, Z., 1994. Biogeography of Aphodiinae from phyto-geographic Orocantábrica Province, Cantabrian Range, Spain (Col. Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 37 (2): 39-58.

GALLARDO DE LA TORRE, P., LEÓN LÓPEZ, S. y CÁRDENAS TALAVERÓN, A.M., 2002. Datos sobre la biología de *Typhaeus momus* (Olivier, 1789) (Coleoptera, Scarabaeoidea) en el Parque Nacional de Doñana. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31: 115-120.

GANTENBEIN, B. & LARGIADÈR, C.R., 2003. The phylo-geographic importance of the strait of Gibraltar as a gene flow barrier in terrestrial arthropods: a case study with the scorpion *Buthus occitanus* as a model organism. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 119-130.

GARCÍA-ROMÁN, M. y GALANTE, E., 1989. Actividad espacial y temporal de Escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupidae) en un encinar mediterráneo. *Abstract Volume, International Congress of Coleopterology*: 103. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona.

GILLARD, P., 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 33: 30-34.

GITTINGS, T., GILLER, P.S., 1999. Larval dynamics in an assemblage of *Aphodius* dung beetles. *Pedobiologia*, 43: 439-452.

GITTINGS, T., GILLER, P.S. & STAKELUM, G., 1994. Dung decomposition in contrasting temperate pastures in relation to dung beetle and earthworm activity. *Pedobiologia*, 38: 455-474.

GOGGIO, E., 1926. Studio sulla vita dell'*Ateuchetus semipunctatus* Fabr. *Arch. Zool. Italiano*, 11 (N.S. 1): 1-44.

GOIDANICH, A., 1961a. I nidi pedotrofici dei *Chironitis furcifer* Rossi e *irroratus* Rossi (Coleoptera, Scarabaeidae). *Publicazione n° 34 del Centro di Entomologia alpina e forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche*: 231-262.

GOIDANICH, A., 1961b. La collaborazione coniugale nei *Chironitis furcifer* nidificanti (Coleoptera, Scarabaeidae). *Publicazione n° 32 del Centro di Entomologia alpina e forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche*: 145-166.

GOIDANICH, A. & MALAN, E., 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente della larva di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera Scarabaeidae). Osservazioni sopra el genere

Onthophagus Latr.: XVI. Pubblicazione n° 112 del Centro di Entomologia alpina e forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche: 213-378.

GOLDSTEIN, P. & SIMMONS, T., 2002. A checklist and commentary on the scarabaeid fauna of the Massachusetts offshore islands (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 110: 389-401.

GÓMEZ, R.S., 2005. Atractividad de diferentes cebos sobre Trógididos (Coleoptera) en el Bosque Autóctono “El Espinal”, Río Cuarto (Córdoba, Argentina). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 64 (1-2): 103-105.

GONZÁLEZ-MEGÍAS, A. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 2003. Effects of brood parasitism on host reproductive success: evidence from larval interactions among dung beetles. *Oecologia*, 134: 195-202.

GÓRRIZ, R.J., 1902. Coleópteros de la cuenca del Ebro. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 1: 144-154.

GOTELLI, N.J. & COLWELL, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.

GOULD, S.J., 1983. *El pulgar del panda*. Hermann Blume. Madrid. 352 pp.

GRAY, J.S., 2002. Species richness of marine soft sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 244: 285-297.

GUTIÉRREZ-GARCÍA, I., 2000. *Distribución espacio-temporal de los Aphodiidae (Coleoptera) en un robledal de Quercus pyrenaica en el oeste ibérico*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Alicante.

HAAF, E., 1954. Die australischen Arten der Gattung *Trox*. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey Tutzing bei München*, 5: 691-740.

HABEL, J.C., SCHMITT, T. & MÜLLER, P., 2005. The fourth paradigm pattern of post-glacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyrinae, Lepidoptera). *Journal of Biogeography*, 32: 1.489-1.497.

HALFFTER, G., 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13 (3): 231-253.

HALFFTER, G., 1997. Subsocial behaviour in Scarabaeinae beetles. En: *The evolution of social behavior in Insects and Arachnids*. Princeton University Press. New Jersey: 237-259.

HALFFTER, G. & ARELLANO, L., 2002. Response of Dung Beetle Diversity to Human-Induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica*, 34 (1): 144-154.

HALFFTER, G. & EDMONDS, D. (Eds.), 1982. *The nesting behaviour of dung beetles. An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología. México D.F. 176 pp.

HALFFTER, G. & FÁVILA, M.E., 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain-forest and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.

HALFFTER, G., FÁVILA, M.E. & ARELLANO, L., 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.

HALFFTER, G. & MATTHEWS, E., 1966. The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14: 1-312.

HALFFTER, V., LOPEZ-GUERRERO, Y. & HALFFTER, G., 1985. Nesting and Ovarian Development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (ns)*, 7: 1-28.

HALOTI, S., JANATI-IDRISSI, I.A., CHERGUI, H. & LUMARET, J.-P., 2006. Structure des communautés de Scarabéides coprophages du Maroc noroccidental (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bulletin de l'Institut Scientifique*, section Sciences de la Vie, n°28 : 00-00.

HANDLIRSCH, A., 1906-1908. Die fossilen Insecten und die Phylogenie der rezenten Formen. En : *Handbuch für Palaeonthologen*. Leipzig.

HANSKI, I., 1983. Distributional ecology and abundance of dung beetles and carrion feeding beetles (Scarabaeinae) in tropical rain forest in Sarawak, Borneo. *Acta Zoologica Fennica*, 167: 1-45.

HANSKI, I., 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (Scarabaeidae) in Europe. *Acta Oecologica*, 7: 171-187.

HANSKI, I., 1991a. North Temperate Dung Beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 75-96.

HANSKI, I., 1991b. The Dung Insect Community. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 5-21.

HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (Eds.), 1991a. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.

HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y., 1991b. Species richness. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. Princeton, New Jersey: 350-365.

HANSKI, I. & KOSKELA, H., 1977. Niche relations amongst dung-inhabiting beetles (Coleoptera). *Annales Entomologici Fennici*, 45: 1-12.

HANSKI, I. & KRIKKEN, J., 1991. Dung beetles in tropical forest in Southeast Asia. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. Princeton, New Jersey: 179-197.

HANSKI, I. & NIEMELÄ, J., 1990. Elevational distribution of dung and carrion beetles in northern Sulawesi. En: Insects and the rain forest of Southeast Asia (Wallace). Knight, W.J. & Holloway, J.D. (Eds.). The Royal Entomological Society of London. London: 145-152.

HEDGES, S.B., 2001. Afrotheria: Plate tectonics meets genomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98: 1-2.

HEER, O., 1838-1842. Fauna Coleopterum Helvetica. V. 1, I-III. *Turici*.

HEINRICH, B. & BARTHOLOMEW, G.A., 1979. The ecology of the African dung beetles. *Scientific American*, 241: 118-126.

HERD, R., 1995. Endectocidal drugs: ecological risk and counter-measures. *Int. J. Parasitol.*, 25 (8): 875-885.

HERNÁNDEZ-PACHECO, E., HERNÁNDEZ-PACHECO, F., ALIA MEDINA, M., VIDAL BOX, C. y GUINEA LÓPEZ, E., 1949. *El Sahara Español*. Instituto de Estudios Africanos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. 808 pp.

HERRERA, C.M., 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean shrubland. *Ecol. Monogr.*, 54: 1-23.

HERRERA, C.M., 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: Character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.*, 140: 421-446.

HEUERTZ, M., FINESCHI, S., ANZIDEI, M., PASTORELLI, R., SALVINI, D., PAULE, L., FRASCARIA-LACOSTE, N., HARDY, O.J., VEKEMANS, X. & VENDRAMIN, G.G., 2004. Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Molecular Ecology*, 13: 3.437-3.452.

HEWITT, G.M., 1989. The subdivision of species by Irribid zones. En: *Speciation and Its Consequences*. Otte, D. & Endler, J. A. (Eds.). Sinauer. Massachusetts: 85-110.

HEWITT, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.

HEWITT, G.M., 1999. Post-glacial recolonisation of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.

HEWITT, G.M., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907-913.

HEYMONS, R., 1930. Überdie Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates der Gattung *Scarabaeus* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 18: 536-574.

HEYMONS, R. & Lengerken, H. von, 1929. Biologische untersuchungen an coprophagen Lamellicornien. I. Nahrungserwerb und fortpflanzungsbiologie der Gattung *Scarabaeus* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 14 (3): 513-613.

HIDALGO, J.M., BACH, C. y CÁRDENAS, A.M., 1998a. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las comarcas naturales de la provincia de Córdoba, I: Aphodii-nae. Geotrupidae y Scarabaeidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 22 (3-4): 9-35.

HIDALGO, J.M., BACH, C. y CÁRDENAS, A.M., 1998b. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las comarcas naturales de la provincia de Córdoba, II: Trogidae, Geotrupidae y Scarabaeidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 22 (3-4): 203-230.

HIDALGO, J.M. y CÁRDENAS, A.M., 1994. Escarabeidos coprófagos de las Sierras Subéticas (Provincia de Córdoba, España) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 11 (3): 217-231.

HOLE, D.G., PERKINS, A.J., WILSON, J.D., ALEXANDER, I.H., GRICE, P.V. & EVANS, A.D., 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, 122: 113–130.

HOLLANDE, A. & THÉRON, J., 1998. *Aphodiidae du Nord de l'Afrique (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Monographie XXI. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 280 pp.

HOLTER, P., 1974. Food utilization of dung-eating *Aphodius* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, 25: 71-79.

HOLTER, P., 1979a. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 4: 317-326.

HOLTER, P., 1979b. Effect of dung-beetles (*Aphodius* spp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32: 393-402.

HOLTER, P., 2000. Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Funct. Ecol.*, 14: 631-637.

HOLTER, P., STRONG, L., WALL, R., WARDHAUGH, K. & HERD, R., 1994. Effects of ivermectin on pastureland ecology. *Veterinary Record*, 135: 211-212.

HORGAN, F.G. & BERROW, S.D., 2004. Hooded crow foraging from dung pats: implications for the structure of dung beetle assemblages. *Biology and Environment. Proceedings of the Royal Irish Academy*, 104b (2): 119-124.

HORION, A., 1958. Lamellicornia (Scarabaeidae-Lucanidae). En: *Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer*, vol. 6. Kommissionsverlag Buchdruckerei aug Feyel. Überlingen Bodensee: 1-343.

HORN, G.H., 1887. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States. *Trans. American Ent. Soc.*, 14: 1-110.

HORTAL, J. y LOBO, J.M., 2002. Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología (n.s.)*, 16: 151-178.

HORTAL, J., LOBO, J.M. y DEL REY, L., 2006. Distribución y patrones de diversidad de los afódidos en la comunidad de Madrid (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae, Aphodiinae y Psammodiinae). *Graellsia*, 62 (número extraordinario): 439-460.

HORTAL, J., MARTÍN-PIERA, F. & LOBO, J.M., 2000. Dung beetle geographic diversity variation along a Western Iberian latitudinal transect (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 235-243.

HOWDEN, H.F., 1955a. Biology and taxonomy of north american beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes* and *Peltotrupes* (Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, Vol.104, nº.3342: 152-319.

HOWDEN, H.F., 1955b. Cases of interspecific “parasitism” in Scarabaeidae (Coleoptera). *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 30: 64-66.

HOWDEN, H.F. & CARTWRIGHT, O.L., 1963. Scarab beetles on the genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 14 (3647): 1-135.

HSÜ, K.J., MONTADER, L. & BERNOUILLI, D., 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267: 399-403.

HUNTLEY, B. & BIRKS, H.J.B., 1993. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press. Cambridge.

HUTTON, S. & GILLER, P.S., 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 40: 994-1007.

ISRAELSON, G., MACHADO, A., OROMI, P. y PALM, T., 1981. Novedades para la fauna coleopterológica de las Islas Canarias. *Vieraea*, 2 (1-2): 109-134.

IWASA, M., NAKAMURA, T., FUKAKI, K. & YAMASHITA, N., 2005. Nontarget Effects of Ivermectin on Coprophagous Insects in Japan. *Environmental Ecology*, 34: 1.485-1.492.

JANATI-IDRISSI A., J. 2000. *Les Scarabaeides coprophages des pelouses seches de Maroc central : structure des communautes et role ecologique (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Thèse de Doctorat es Sciences. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculte des Sciences Dhar El Mahraz Fes. 347 pp.

JANATI-IDRISSI, I.A., KADIRI, N. & LUMARET, J.-P., 1999. Le partage du temps et de l'espace entre les guildes de coléoptères coprophages dans le Moyen-Atlas (Maroc). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 35 (suppl.): 213-221.

JANSSENS, A., 1937. Revision des Onitides. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Deuxième Série*, 11: 1-200.

JANSSENS, A., 1940a. Monographie des *Scarabaeus* et genres voisins. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Deuxième Série*, 16: 1-81.

JANSSENS, A., 1940b. Monographie des *Gymnopleurus* (Coleoptera, Lamellicornia). *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Deuxième Série*, 18: 1-73.

JANSSENS, A., 1960. *Insectes Coléoptères Lamellicornes. Faune de Belgique*. Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Bruxelles. 411 pp.

JAY-ROBERT, P., LOBO, J.M. & LUMARET, J.P., 1997. Elevational turnover and species richness variation in European montane dung beetles assemblages. *Arct. Alp. Res.*, 29: 196-205.

JEANNEL, R., 1942. *La genèse des faunes terrestres*. Press Université de France. Paris. 513 pp.

JERATH, M.L., 1960a. Notes on the larvae of nine genera of Aphodiinae in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings U.S. Nat. Mus.*, Vol. 111, No. 3.425: 43-94.

JERATH, M.L., 1960b. Distribution of Aphodiinae in Oregon (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pan-Pacific Ent.*, 36 (4): 183-188.

JERATH, M.L. & UNNY, K.L., 1965. Larvae of six species of genus *Aphodius* from Eastern Nigeria. *Coleopt. Bull.*, 19 (3): 91-95.

JIMÉNEZ-VALVERDE, A. y HORTAL, J., 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151-161.

JOHNSON, C., 1967. *Onthophagus fracticornis* (Preyssler) and *O. similis* (Scriba) (Col., Scarabaeidae): Diagnostic notes. *Entomologist's Monthly Magazin*, 106: 1-4.

JÜNGER, E., 1995. *Pasados los setenta. Radiaciones III*. Tusquets Editores. Barcelona. 591 pp.

JÜNGER, E., 2004. *Juegos africanos*. Tusquets Editores. Barcelona. 216 pp.

KADIRI, N., 1989. *Aspects biogeographiques et ecologiques de la repartition des scarabéides dans le Maroc oriental*. Diplôme d'Études Approfondies. Université de Montpellier. 68 pp.

KALZ, H. & KRELL, F.-T., 1999. *Trox martini* Reitter in Andalusia – first record for Europe (Coleoptera: Scarabaeoidea, Trogidae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 23 (1-2): 127-130.

KIM, J.M. & LUMARET, J.P., 1986. Troisième contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée : redescription de la larve d' *Aphodius apicallis* Har. (Col.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 91: 171-176.

KIRK, A.A., 1983. The biology of *Bubas bison* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae) in southern France and its potential for recycling dung in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 73: 129-136.

KIRK, A.A. & RIDSDILL-SMITH, T.J., 1986. Dung beetle distribution patterns in the Iberian Peninsula. *Entomophaga*, 31 (2): 183-190.

KLEIN, B.C., 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, 70 (6): 1.715-1.725.

KLEMPERER, H.G., 1978. The repair of larval cells and other activities in *Geotrupes spiniger* Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 3: 119-131.

KLEMPERER, H.G., 1980. Kleptoparasitic behaviour of *Aphodius rufipes* (L.) larvae in nest of *Geotrupes spiniger* Marsh. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 5: 143-151.

KLEMPERER, H.G., 1981. Nest construction and larval behaviour of *Bubas bison* (L.) and *Bubas bubalus* (Ol.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 6: 23-33.

KLEMPERER, H.G., 1982. Nest construction and larval behaviour of *Onitis belial* and *Onitis ion* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 7: 155-167.

KLEMPERER, H.G., 1984. Nest construction, fighting, and larval behaviour in a geotrupine dung beetle, *Ceratophyus hoffmannseggii* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Zool., Lond.*, 204: 119-127.

KLEMPERER, H.G. & BOULTON, R., 1976. Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris japedus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* Fabricius. *Ecological Entomology*, 1: 19-29.

KLEMPERER, H.G. & LUMARET, J.P., 1985. Lyfe cycle and behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jekel, *T. albarracinus* Wagner and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col., Geotrupidae). *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (4): 425-438.

KOCHER, L., 1958. *Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc*. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien. Série Zoologie, n° 16. Fascicule VII Lamellicornes. Institut Scientifique Chérifien. Rabat. 83 pp.

KOCHER, L., 1969. *Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc. Addenda et corrigenda, feuillets rectificatifs*. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien. Série Zoologie, n° 17.

KRÁL, D. & MALÝ, V., 1993. New records of Scarabaeoidea (Coleoptera) from Bulgaria. *Acta Societatis Zoologica Bohemoslovacae*, 57: 17-29.

KRELL, F.-T., 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871-905.

KRELL, F.-T., 2006. Fossil Record and Evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Coleopterists Society Monograph*, 5: 120-143.

KRIJSMAN, W., 2002. The Mediterranean: Mare nostrum of Earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters*, 205: 1-12.

KRIKKEN, J., 1981. *Geotrupidae* from the Nepal Himalayas. New flightless species of *Geotrupes* Latreille, 1796, with a biogeographical discussion (Insecta: Coleoptera). *Senckenbergiana Biologica*, [1980], 61 (5-6): 369-381.

KRUGER, K. & SCHOLTZ, C.H., 1996. Impact of the invertebrate, a broad spectrum veterinary drug, on dung beetles in South African conditions. En: *Scarabioly, A Symposium devoted to the Biology of the Scarabaeoidea*. Monapi Rest Camp, Kruger National Park and University of Pretoria. Pretoria: 33.

KRUGER, K., LUKHELE, O.M. & SCHOLTZ, C.H., 1999. Survival and reproduction of *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae) in dung following application of cypermethrin and flumethrin pour-ons to cattle. *Bull. Entomol. Res.*, 89: 543-548.

LADEIRO, J.M., 1950. Os Lamellicórnios portugueses do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra. *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, 196: 1-23.

LA GRECA, M., 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Mem. Soc. Ent. It.*, 43: 147-165.

LANDIN, B.O., 1957. *Coleoptera Lamellicornia*. Svensk Insecten-fauna, 9. Stocholm. 155 pp.

LANDIN, B.O., 1959. Notes on *Onthophagus fracticornis* Preyssler and *O. similis* Scriba (Col., Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica*, 24 (3): 215-224.

LANDIN, B.O., 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. Ent. Supp.*, 19: 1-228.

LASTRO, E., 2006. *Dung Beetles (Coleoptera : Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina Pasture Ecosystem*. Tesis Doctoral. North Carolina State University. Raleigh. 134 pp.

LECLERC, J., GASPARD, C., MARCHAL, J.L., VERSTRAETEN, C. & WONVILLE, C., 1980. Analyse des 1600 premières cartes de l'Atlas provisoire des insectes de Belgique, et première liste rouge d'insectes menacés dans la faune belge. *Notes Fauniques de Gembloux*, 4: 1-104.

LECOMPTE, M., 1986. *Biogéographie de la montagne marocaine : le Moyen-Atlas Central*. Mem. Cen. Nat. Rec. Sci. 195 pp.

LENG, C.W., 1928. Coleoptera. En: *A list of the insects of New York*. Leonard, M.D. (Ed.). Cornell Agr. Exp. Sta. Mem., 101: 1-1121.

LENGERKEN, H.V., 1929. Die Salzkäfer der Nord-und Otseeküste. *Zeits. wissenschaft. Zool.*, 135: 1-152.

LINDQUIST, A.W., 1933. Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 6: 109-125.

LÖBL, I. & SMETANA, A. (Eds.), 2006. *Catalogue of Palearctic Coleoptera*, Vol.3: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. Apollo Books. Strenstrup, Denmark. 690 pp.

LOBO, J.M., 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Memoria de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid. 208 pp.

LOBO, J.M., 1992a. Los Escarabeidos Coprófagos: un grupo de insectos con posibilidades. *Zapateri*, 1: 73-78.

LOBO, J.M., 1992b. *Biogeografía y ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 456 pp.

LOBO, J.M., 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Eur. J. Entomol.*, 90: 235-238.

LOBO, J.M., 1994. A southern distribution for the introduced dung beetle *Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis* (L., 1758). *J. New York Entomol. Soc.*, 102 (3): 385-386.

LOBO, J.M., 1997. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boln. Asoc. Esp. Ent.*, 21 (3-4): 15-31.

LOBO, J.M., 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *Can. Entomol.*, 132: 307-321.

LOBO, J.M., 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian Peninsula during the 20th century. *Biological Conservation*, 97: 43-50.

LOBO, J.M., 2007. Los “Patrones de Dispersión” de la fauna Ibérica de Scarabaeinae (Coleoptera). En: Zunino, M. y Mélic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 159-177.

LOBO, J.M., CHEILAROV, E. & GUÉORGUIEV, B., 2007a. Variation in dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages with altitude in the Bulgarian Rhodopes Mountains: A comparison. *Eur. J. Entomol.*, 104: 489-495.

LOBO, J.M. & DAVIS, A.L.V., 1999. An intercontinental comparison of dung beetle diversity between two Mediterranean-climatic regions: local versus regional and historical influences. *Diversity and Distributions*, 5: 91-103.

LOBO, J.M., GUÉORGUIEV, B. & CHEHLAROV, E., 2007b. Convergences and divergences between two European mountain dung beetle assemblages (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Animal Biodiversity and Conservation*, 30 (1): 83-96.

LOBO, J.M. & HALFFTER, G., 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.

LOBO, J.M. y HORTAL, J., 2006. Los Escarabeidos y geotrúpidos de la comunidad de Madrid: lista de especies, distribución geográfica y patrones de diversidad (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae y Geotrupidae). *Graellsia*, 62 (número extraordinario): 419-438.

LOBO, J.M., LUMARET, J.P. & JAY-ROBERT, P., 2001. Diversity, distinctiveness and conservation status of the Mediterranean coastal dung beetle assemblage in the Regional Natural Park of the Camargue (France). *Diversity and Distributions*, 7: 257–270.

LOBO, J.M., LUMARET, J.P. & JAY-ROBERT, P., 2002. Modelling? The species richness distribution of French dung beetles and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables (Coleoptera: Scarabaeidae). *Global Ecology and Biogeography*, 11: 265-277.

LOBO, J.M. y MARTÍN-PIERA, F. 1991. La creación de un banco de datos zoológico sobre los Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Íbero-Baleares: una experiencia piloto. *Elytron*, 5: 31-38.

LOBO, J.M. y MARTÍN-PIERA, F., 1993. Análisis comparado de las comunidades primaverales de Escarabeidos coprófagos (Col., Scarabaeoidea) del archipiélago balear. *Ecología Mediterránea*, 19 (3/4): 29-41.

LOBO, J.M. & MARTÍN-PIERA, F., 1999. Between-group differences in the Iberian dung beetle species-area relationship. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, 20: 587-597.

LOBO, J.M., MARTÍN-PIERA, F. y VEIGA, C.M., 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 25 (1): 77-100.

LOBO, J.M., SANMARTÍN, I. y MARTÍN-PIERA, F., 1997. Diversity and spatial turnover of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron*, 11: 71-88.

LOBO, J.M. y VEIGA, C.M., 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología, ICONA*, 4: 313-331.

LOPERA, A., 1996. *Distribución y diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Coleoptera) en tres relictos de bosque altoandino (Cordillera Oriental, Vertiente Occidental, Colombia)*. Trabajo de Grado. Pontificia Universidad Javeriana. Santafé de Bogotá, Colombia: 125 pp.

LÓPEZ, E.M., 2000. *The study and control of a beetle (Omorgus suberosus Fabricius) that destroys the eggs of Olive Ridley sea turtles (Lepidochelys olivacea) at La escobilla, Tonameca, Pochutla, Oaxaca.* 20th Sea turtle Symposium, 29 February through 4 March, 2000. Orlando, Fl. Abstract 292.

LÓPEZ, E.M. y ARAGÓN, R., 1994. *Programa de Investigación y Conservación de las Tortugas Marinas. Informe final de las actividades realizadas durante la temporada de anidación 1992-93 de la tortuga Golfita (Lepidochelys olivacea) en la Playa La Escobilla, Tonameca, Pochutla, Oaxaca.* Universidad Autónoma "Benito Juárez" de Oaxaca. Secretaría Académica. 57 pp.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 1985. Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant, 1842. Las especies de la provincia de Madrid (Coleoptera, Geotrupidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 2 (2): 221-225.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 1986. Sur quelques Scarabaeoidea (Coleoptera) de la faune espagnole. *L'Entomologiste, Paris*, 42 (5): 289-294.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 1988. Nuevos datos sobre corología de Trogidae ibéricos (Col., Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 5 (4): 329.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 1989. Algunas consideraciones sobre la morfología de la armadura genital masculina en el género *Thorectes* Mulsant, 1842 y sus implicaciones filogenéticas (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, 4: 69-82.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 1996. El género *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae) en la fauna europea. *Giornale Italiano di Entomologia* [1995], 7: 355-388.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 2000. Familia Trogidae. *Coleoptera, Scarabaeoidea* (ed. by M.A. Ramos *et al.*), Fauna Ibérica, vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid: 75-93.

LÓPEZ-COLÓN, J.I., 2002. Fermín Martín-Piera (Madrid, 7 juillet 1954-Madrid, 19 juillet 2001). *L'Entomologiste*, 58 (5-6): 217-228.

LÓPEZ-COLÓN, J.I. y BAENA, M., 2005. *Anselmo Pardo Alcaide. Una vida dedicada a la entomología*. Consejería de Cultura, Ciudad Autónoma de Melilla. Melilla. 196 pp.

LÓPEZ-COLÓN, J.I. y ROMERO-SAMPER, J., 1996. Estudio corológico de algunos *Thorectes* Muls. de la fauna ibero-balear y pirenaica (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae) (II nota, parte II). *Lambillionea*, 96 (1): 242-260.

LÓPEZ MARTÍNEZ, M., 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado. En: *Paleontología, Nuevas Tendencias*. Aguirre, E. (Ed.). C.S.I.C., Madrid: 271-296.

LÓPEZ-SEOANE, V., 1866. *Reseña de la Historia Natural de Galicia*. Soto. Lugo. 66 pp.

LOSEY, J.E. & VAUGHAN, M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56 (4): 311-323.

LUGGER, O., 1989. Beetles (Coleoptera) injurious to our fruit-producing plants. *Minnesota Agric. Exp. Sta. Bull.*, 66 : 1-248.

LUMARET, J.P., 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Dft. (Coléoptères Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25: 267-282.

LUMARET, J.P., 1978. *Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France*, 2 vols. Sciences D. Thèse. Université de Montpellier. Montpellier. Vol. 1, 254 pp + 6 apéndices. Vol. 2, 88 mapas.

LUMARET, J.P., 1979. Un piège attractif pour la capture des insectes coprophages et nécrophages. *L'Entomologiste*, 35 (2): 63-66.

LUMARET, J.P., 1980. *Les bousiers*. Balland coll. Faune et Flore de France. Paris. 123 pp.

LUMARET, J.P., 1983. La nidification des *Trox* (Col. Scarabaeoidea Trogidae). *Bull. Soc. ent. France*, 88 (7/8): 594-595.

LUMARET, J.P., 1986. Toxicité de certains helminthicides *vis-à-vis* des insectes coprophages et conséquences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata*, 7: 313-324.

LUMARET, J.P., 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Inventaires de Faune et Flora. Secrétariat de la Faune et de la Flore. Paris, fasc. 1: 418 pp.

LUMARET, J.P., 1995. Dessication rate of excrement : a selective pressure on dung beetles (Coleoptera : Scarabaeoidea). En: *Time Scales of Biological responses to water Constraints*. Roy, J., Aronson, J. & di Castri, F. (Eds.). SPB Academic publishing bv. Amsterdam. The Netherlands: 105-118.

LUMARET, J.P., 2007. Aspects biogéographiques et écologiques de la distribution des scarabéides (Coleoptera: Scarabaeoidea) au Maroc et dans la Péninsule Ibérique. En: Zunino, M. y Mélic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 149-158.

LUMARET, J.P., GALANTE, E., LUMBRERAS, C., MENA, J., BERTRAND, M., BERNARD, J.L., COOPER, J.L., KADIRI, N. & CROWE, D., 1993. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 30: 428-436.

LUMARET, J.P. & ERROUISSI, F., 2002. Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non target fauna of pastures. *Vet. Res.*, 33: 547-562.

LUMARET, J.P. & KADIRI, N., 1998. Effets des endectocides sur la faune entomologique du pâturage. *Bulletin GTV*, 3 D-018: 55-62.

LUMARET, J.P. & KIRK, A., 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera : Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (ns)*, 24: 1-55.

LUMARET, J.P. & KIRK, A.A., 1991. South temperate dung beetles. En : *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 97-115.

LUMARET, J.P. & LOBO, J.M., 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palearctic region. *Biodiversity Letters*, 3: 192-199.

LUMARET, J.P. y MARTÍNEZ, I., 2005. El impacto de productos veterinarios sobre insectos coprófagos: consecuencias sobre la degradación del estiércol en pastizales. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 21 (3): 137-148.

LUMARET, J.P. & STIERNET, N., 1991. Montane Dung Beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 242-254.

LUMBRERAS, C.J., 1998. *Estudio de las microsucesiones de coléopteros coprófagos en encinares adhesados y evaluación de los efectos derivados del uso de fármacos anti-parasitarios (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante. Alicante. 397 pp.

MacARTHUR, R.H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.

MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton, N.J.

MACHASTCHKE, J.W., 1969. Lamellicornia. En: *Die Käfer Mitteleuropas*. Vol. 8. Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A. (Eds.). Goecke und Evers. Krefeld: 265-387.

MACKAUER, M., 1958. Eine Coprophagen-Ausbete aus dem noerdlichen Sizilien (Coleopt. Scarabaeidae). *Mem. Soc. ent. It.*, 37 (1): 46-54.

McCRACKEN, D.I., BIGNAL, E.M. & WENLOCK, S.E. (Eds.), 1995. *Farming on the edge: the nature of traditional farland in Europe*. Joint Nature Conservation Commite. Peterborough. 216 pp.

MACQUEEN, A., 1975. Dung as insect food source: Dung beetle as competitors of other coprophagous fauna and as targets for pedators. *Journal of Applied Ecology*, 12 (3): 821-827.

MADLE, H., 1934. Zür kenntnis der Morphologie, Okologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* Lin. und einigen verwandten Arten. *Zool. Jahr. Abt. Für Anat. und Ontog. der Tiere*, 58 (3): 303-396.

MARIANI, G., 1959. Ricerche coleotterologiche sul littorale ionico della Puglia, Lucania e Calabria. Campagne 1956-1957-1958. 2. Coleoptera Lamellicornia. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 38: 143-184.

MÁRQUEZ, M.R., 1990. *FAO species catalogue. Vol. 11: Sea turtles of the World. An annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date*. FAO Fisheries Synopsis no. 125, Vol. 11. Roma. 81 pp.

MARTIN, J., 1977. Les précipitations. En: *Biogéographie de la montagne marocaine : le Moyen-Atlas Central*. Lecompte, E. (Ed.). *Mem. Cen. Nat. Rec. Sci.* 195 pp.

MARTÍNEZ, I., CRUZ, M. y LUMARET, J.-P., 2000. Efecto del diferente manejo de los pastizales y del ganado sobre los escarabajos coprófagos *Ataenius apicallis* Hinton y *Ataenius sculptor* Harold (Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 80: 185-196.

MARTÍNEZ HERNÁNDEZ, N.J., 2007. *Composición y estructura de la fauna de escarabajos (Insecta: Coleoptera) en los remanentes de bosque del Recinto Universitario de*

Mayagüez, Puerto Rico, con énfasis en la superfamilia Scarabaeoidea. Tesis Doctoral. Universidad de Puerto Rico. San Juan de Puerto Rico. 111 pp.

MARTÍNEZ, I. y LUMARET, J.-P., 2006. Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomol. Mex.*, 45 (1): 57-68.

MARTÍNEZ y SÁEZ, F., 1873. Datos sobre algunos Coleópteros de los alrededores de Cuenca. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 2: 53-75.

MARTÍN-OLMOS, A., MUÑOZ SÁNCHEZ, A. y ARIÑO GIL, J.M., 1987. Contribución al estudio de los coleópteros escarabaeoideos de la provincia de Cáceres. *Alcántara. El Brocense*. Diputación de Cáceres, 11: 81-94.

MARTÍN-PIERA, F., 1983. Composición sistemática y origen biogeográfico de la fauna ibérica de *Onthophagini* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1 (1): 165-200.

MARTÍN-PIERA, F., 1984. Los Onthophagini íbero-baleares (Col., Scarabaeoidea). II. Corología y autoecología. *Eos*, 60: 101-173.

MARTÍN-PIERA, F., 1986. The palearctic species of the subgenus *Parentius* Zunino, 1979 (Col., Scarabaeoidea, Onthophagini). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 4 (1): 77-122.

MARTÍN-PIERA, F., 1987. Review of the genus *Chironitis* Lansberge, 1875, I: Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of the Palearctic species (Col., Scarabaeoidea Onitini). *Ent. Arb. Mus. Frey*, 35/36: 203-245.

MARTÍN-PIERA, F., 2000. Familia Scarabaeidae. En: *Fauna Ibérica, vol. 14. Coleoptera, Scarabaeoidea*. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid: 207-432.

MARTÍN-PIERA, F. y LOBO, J., 1992. Los Scarabaeoidea Laparosticti del archipiélago Balear (Coleoptera). *Nouvelle Revue Entomologie (N.S.)*, 9 (1): 15-28.

MARTÍN-PIERA, F. & LOBO, J.M., 1993. New data and observations on kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 57: 15-18.

MARTÍN-PIERA, F. & LOBO, J., 1995. Diversity and ecological role of dung beetles in Iberian grassland biomes. En: *Farming on the edge: the nature of traditional farmland in Europe*. McCracken, D.I., Bignal, E.M. & Wenlock, S.E. (Eds.). Joint Nature Conservation Committee. Peterborough: 147-153.

MARTÍN-PIERA, F. & LOBO, J.M., 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica, Barcelona*, 19 (1): 13-31.

MARTÍN-PIERA, F. y LÓPEZ-COLÓN, J.I., 2000. *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. En: *Fauna Ibérica*, vol.14. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp., 7 h. lám.

MARTÍN-PIERA, F., SANMARTÍN, I. y LOBO, J.M., 1994. Observaciones sobre el ritmo de actividad diaria en Escarabeidos telecópridos (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 99 (5): 463-470.

MARTÍN-PIERA, F. y VEIGA, C.M., 1985. Sobre dos especies mal conocidas de Scarabaeoidea (Col.) de la Península Ibérica: *Scarabaeus pius* (Illiger, 1803) y *Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis andalusicus* Walth, 1835. *Eos*, 61: 207-213.

MARTÍN-PIERA, F., VEIGA, C.M. y LOBO, J.M., 1986. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del macizo central de Guadarrama. *Eos*, 62: 103-123.

MARTÍN-PIERA, F., VEIGA, C.M. y LOBO, J.M., 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, 19: 677-691.

MARTÍN-PIERA, F. & ZUNINO, M., 1981. *Onthophagus marginalis* Gebl. (Coleoptera, Scarabaeoidea): status tassonomico e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1: 1-12.

MARTÍN-PIERA, F. & ZUNINO, M., 1985. Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du «groupe de l'ovatus» (Coleoptera, Scarabaeoidea); I. *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 2 (3): 241-250.

MARTÍN-PIERA, F. & ZUNINO, M., 1986. Analisi sistematica, filogenetica e biogeografica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979 (Coleoptera, Scarabaeidae: genere *Onthophagus*): il gruppo *ovatus*. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali*, 4 (2): 413-467.

MARTYN, E.J., 1956. The distribution in Tasmania of *Aphodius howitti* Hope and *Aphodius pseudotasmaniae* Given, in relation to climate. *Tasmanian Journal of Agriculture*, 27: 391-404.

MATEU, J., 1950. Escarabeidos de Ifni y del Sahara español. *Eos*, 26 (3-4): 271-297.

MAYR, E. & O'HARA, R.J., 1986. The Biogeographical Evidence Supporting The Pleistocene Forest refuge Hypothesis. *Evolution*, 40 (1): 55-67.

Mc GEOCH, M.A., VAN RENSBURG, B.J. & BOTES, A., 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39: 661-672.

MEDINA, M., 1895. Coleópteros de Andalucía existentes en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Sevilla, clasificados por D. Francisco de P. Martínez y Sáez. *Actas de la Sociedad Española de Historia Natural*, 24: 25-61.

MENÉNDEZ, M.R., 1997. *Distribución espacial y temporal de los agregados de especies de Escarabeidos coprófagos del macizo occidental de los Picos de Europa*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.

MESA, M., 1985. *Contribució al coneixement dels Escarabéids de Catalunya. Estudi especial del gèneres Aphodius, Ill. Y Onthophagus Latr.* Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona. 350 pp.

MIEDVIEDEV, S.I., 1965. Scarabaeidae-Plastinchatousij. En: *Opredielitel Nasekomykh evoprejskoj casi SSSR*, vol. 2. *Coleoptera*. Bey-Bienko, G.J. (Ed.). Nauta. Moskva-Leningrad: 166-208.

MIKŠIĆ, R., 1956. *Fauna Insectorum Balcanica. Scarabaeidae*, vol. 6 (1/2). Godinsjak Bioloskag Instituta Sarajevo. Sarajevo. 281 pp.

MIKŠIĆ, R., 1957. Zweiter Nachtrag zur « Fauna Insectorum Balcanica-Scarabaeidae ». (Coleoptera, Lamellicornia). (24. Beitrag zur Kenntnis der Scarabaeidae). *Acta Musei Macedonici scientiarum naturalium*, 4: 139-214.

MOHAMMED, B., 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région d'Ifran*. Certificat d'Études Approfondies de Biologie Animale. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fez. 44 pp.

MOHR, C.O., 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, 13 (3): 276-298.

MONTOYA-OLIVER, J.M., 1983. *Pastoralismo mediterráneo*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Monografías, nº 25. Madrid. 162 pp.

MONTREUIL, O., 1998. Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et Dichotomiini (Coleoptera: Scarabaeidae). Scénario biogéographique. *Annales de la Société Entomologique de France*, 34: 135–148.

MORAGUES DE MANZANOS, F., 1889. Coleópteros de Mallorca. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 18: 11-34.

- MORENO, C.E., VERDÚ, J.R. y ARITA, H.T., 2007. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades. En: Zunino, M. y Mélic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 179-192.
- MORÓN, M.A. y DELOYA, C., 1991. Los coleópteros Lamelicornios de la reserva de la biosfera “La Michilía”, Durango, México. *Folia Entomol. Mex.*, 81: 209-283.
- MUNIZ VÉLEZ, R., 2006. Restos de insectos antiguos recuperados en la cueva “La Chagüera” del Estado de Morelos, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 83: 115-125.
- NAVARRETE-HEREDIA, J.L., DELGADO, L. y FIERROS-LÓPEZ, H.E., 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana*, 8 (1): 37-93.
- NAVARRETE-HEREDIA, J.L. y DELOYA, C., 2005. Comentarios sobre algunas especies de Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de Jalisco, México. *Dugesiana*, 12 (1): 19-21.
- NAVÁS, L., 1904. Notas zoológicas. V. Excursión al Moncayo. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 3: 139-167.
- NEWTON, A. & PECK, S.B., 1975. Baited pitfall traps for beetles. *Coleopt. Bull.*, 29: 45-46.
- NICOLAS, J.L., 1980. Un coprophage nouveau pour la Corse: *Onitis alexis* Klug (Col. Scarabaeidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 49 (2): 132-133.
- NORIEGA, J.A., REALPE, E. y FRAGUA, G., 2007. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum*, edición especial I, Vol. 12: 51-63.
- NORMAND, H., 1936. Contribution au catalogue des Coléoptères de Tunisie, fasc. 10: Scarabaeidae. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.*, 27: 368-382.

NORMAND, H., 1938. Contribution au catalogue des Coléoptères de Tunisie, 1^{er} suppl. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. Alger*, 25 (9): 367-368.

OLALDE, M., HERRÁN, A., ESPINEL, S. & GOICOECHEA, P.G., 2002. White oaks phylogeography in the Iberian peninsula. *Forest Ecology and Management*, 156: 89-102.

ORTEGO-GAMBOA, M. 1987. Notas entomológicas sobre la Sierra de la Maliciosa. *Cerambyx*, 10: 16-18.

OTTE, D. & ENDLER, J.A. (Eds.), 1989. *Speciation and Its Consequences*. Sinauer. Massachusetts. 679 pp.

PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S.A. (Eds.), 1995. SCHOLTZ, C.H. & CHOWN, C.L., 1995. *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN. Warszawa. Vo. 1, XII + 558 pp.; Vol. 2, VI + 559-1.092 pp.

PALESTRINI, C., 1981. *Onthophagus fracticornis* (Preyssl.) e *O. similis* (Scriba): status tassonomico e considerazione zoogeografiche. *Bolletino del Museo de Zoologia della Università di Torino*, 2: 13-24.

PALESTRINI, C., BARBERO, E. & ZUNINO, M., 1992. Biology of the preimaginal stages in trogid beetles (Coleoptera): experimental data. *Bolletino di Zoologia*, 59: 69-71.

PALESTRINI, C. & ZUNINO, M., 1985. Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto in alcune specie del genere *Thorectes* Muls. (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 3 (1): 183-190.

PALMER, M. & CAMBEFORT, Y., 1997. Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera, Geotrupidae) : Un étude phylogénétique et biogéo-

graphique des espèces méditerranéennes. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 33 (1): 3-18.

PALMER, M. & CAMBEFORT, Y., 2000. Evidence for reticulate palaeography: beetle diversity linked to connection-disjunction cycles of the Gibraltar strat. *Journal of Biogeography*, 27: 403-416.

PALMER, M., GARCÍA-PLÉ, C. y MOREY, M., 1988. Distribución estacional de las especies del género *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeoidea) en las heces de ovino de Mallorca. I: Abundancia. XXVIII Reunión Científica de la S.E.E.P.: 349-352.

PARDO ALCAIDE, A., 1955. Contribución al conocimiento de la fauna entomológica marroquí, VI. Coleópteros del Valle inferior del Uad Muluya. *Tamuda*, III: 39-74.

PARDO ALCAIDE, A., 1958. El género *Glaresis* en Marruecos (Col., Trogidae) (VII) Contribución al conocimiento de la fauna entomológica marroquí). *Eos*, 34: 161-168.

PAULIAN, R., 1943. *Les Coléoptères. Formes-Mœurs-Rôle*. Ed. Payot. Paris. 396 pp.

PAULIAN, R., 1959. *Faune de France. Coléoptères Scarabaeides (Deuxième édition, revue et augmentée)*. Ed. Lechevalier. Paris. 298 pp.

PAULIAN, R., 1988. *Biologie des coleoptères*. Ed. Lechevalier. Paris. 719 pp.

PAULIAN, R. & BARAUD, J., 1982. *Faune des Coléoptères de France. II. Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Ed. Lechevalier. Paris. 477 pp.

PAULIAN, R. & LUMARET, J.P., 1975. Les larves des Scarabaeidae : 5. Les genres *Scarabaeus* Linné et *Sisyphus* Latreille (Col.). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 80 (3-4) : 53-75.

PAULIAN, R. & VILLIERS, A., 1939. Récoltes de R. Paulian et A. Villiers dans le Haut-Atlas Marocain, 1938. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 19: 180-185.

PAYNE, J.A., 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46 (5): 592-602.

PEARSON, D.L. & JULIANO, S.A., 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. En: *Species origin diversity in ecological communities*. Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago: 194-202.

PECK, S.B. & FORSYTH, A., 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 60 (7): 1.624-1.634.

PETIT, R.J., BREWER, S., BORDÁCS, S., KORNEL, B., CHEDDADI, R., COART, E., COTTRELL, J.E., CSAIKL, U.M., VAM DAM, B., DEANS, J.D., ESPINEL, S., FINESCHI, S., FINKELDEY, R., GLAZ, I., GOICOEHEA, P.G., JENSEN, J.S., KÖNING, A.O., LOWE, A.J., MADSEN, S.F., MÁTYÁS, G., MUNRO, R.C., POPESCU, F., SLADE, D., TABBENER, H.E., De VRIES, S.G.M., ZIEGENHAGEN, B., De BEAULIEU, J.L. & KREMER, A., 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156: 49-74.

PETROVITZ, R., 1968. Die afrikanischen Arten der Gattung *Glaresis* Erichson nebst einer mit dieser nahe verwandten neuen Gattung. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey Tutzing bei München*, 19: 257-271.

PETROVITZ, R., 1971. Die Nordafrikanischen *Aphodius*-Arten der Artengruppe *Anomius* Mulsant. *Boll. Soc. Ent. Ital.*, 103: 167-175.

PETROVITZ, R., 1972. Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional. XX. Coléoptères Aphodiidae et Hybosoridae. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire*, 34: 363-377.

PEYERIMHOFF, P. DE, 1921. Nouveaux coléoptères Nord-africains. 39^{ème} note : faune saharienne. *Bull. Soc. Ent. Fr.*: 234-236.

PEYERIMHOFF, P. DE, 1945/1947. Etudes et descriptions des coléoptères marocains. Scarabaeidae. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, 25/27: 290-293.

PHILIPS, T.K., SCHOLTZ, C.H. & OCAMPO, F.C., 2002. A phylogenetic analysis of the Eucraniini (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insect Systematics y Evolution*, 33: 241-252.

PHILIPS, T.K., PRETORIUS, R. & SCHOLTZ, C.H., 2004a. A phylogenetic analysis of the dung beetles: (Scarabaeidae: Scarabaeinae): Unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18: 1-36.

PHILIPS, T.K., EDMONDS, D.W. & SCHOLTZ, C.H., 2004b. Phylogenetic analysis of the New World *Phanaeini* (Scarabaeidae: Scarabaeinae): Hypotheses on origins and relationships. *Insect Systematics and Evolution*, 35: 43-63.

PIEROTTI, H., 1977. Contributo alla conoscenza degli *Aphodius* della Calabria e del Pollino (Coleoptera, Aphodiidae). *Bolletino della Società entomologica italiana*, 109 (9-10): 173-198.

PITTINO, R., 1979. Note su alcuni coleotteri Scarabaeoidea Laparosticti della fauna italiana. *Bolletino dell'Assoziacione romana di Entomologia*, 34: 32-41.

PITTINO, R., 1982. Il rango tassonomico di *Aphodius (Nimbus) dorbignyi* Clouët (Coleoptera, Aphodiidae). *Bull. Soc. ent. Ital.*, 114 (1-3): 42-45.

PITTINO, R., 1983. *Trox* (s.str.) *granulipennis* Fairm. and allied «taxa», with two new species from Mediterranean area (Coleoptera: Trogidae) (XXV contribution to the knowledge of Coleoptera Scarabaeoidea). *G. it. Ent.*, Vol. 1, N. 5: 265-284.

PITTIONI, B., 1940. Die Arten der Unterfamilie Coprinae (Scarabaeidae, Coleoptera) in der Sammlung des Kgs. Naturh. Museum in Sofia. *Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Institute, Sofia*, 13: 211-238.

PLINIO SEGUNDO, C., 1629. *Historia Natural*. [Traducción de Gerónimo de Huerta]. Madrid. 2 tomos. 1.617 pp.

PORTA, A., 1932. Coleoptera Rynchophora Lamellicornia. En: *Fauna Coleopterorum Italica*, vol.5. Stabilimento Tipografico Piacenza. Piacenza. 476 pp.

PREUDHOMME DE BORRE, A., 1986. Liste de Lamellicornies Laparostictiques recueillies par feu Camille von Volxen pendant son voyage dans le midi de la Péninsule hispanique et au Maroc en 1871. *Ann. Soc. ent. Belg.*, 30: 98-102.

PULIDO HERRERA, L.A. y ZUNINO, M., 2007. Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeinae). En: *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. Zunino, M. y Melic, A. (Eds.). m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 93-129.

QUEZEL, P. & BARBERO, M., 1993. Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le Pliocène: enseignements de la flore et de la végétation actuelles. *Revue d'Ecologie Terre et Vie*, 24: 191-202.

RAHOLA, P., 1985. Diferenciación entre *Onthophagus similis* Scriba y *Onthophagus opacicollis* Reitter (Col. Scarabaeidae). *Graellsia*, 41: 31-42.

RAMOS, M.A. et al. (Eds.), 2000. *Fauna Ibérica*, vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. 526 pp.

RASSI, P., KAIPANEN, H., MANNERKOSKI, I. & STÄHLS, G., 1992. *Report on the Monitoring of Threatened Animals and Plants in Finland*. Committee report 1991, 30. Ministry of the Environment. Helsinki. Finland.

RATCLIFFE, B.C., 1983. *Trox hamatus* Robinson (Troginae) using a *Canthon* (Scarabaeinae) brood ball and new records of North American *Trox* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Trans. Nebraska Acad. Sci.*, 11: 53-55.

- RATCLIFFE, B.C., 1991. The scarab beetles of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 12: 1-333.
- REITTER, E., 1892. Bestimmungs-Tabelle der Lucaniden und coprophagen Lamellicornen des palaeartischen Faunengebietes. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn*, [1891], 30: 141-162.
- REITTER, E., 1893. Bestimmungs-Tabelle der Lucaniden und coprophagen Lamellicornen des palaeartischen Faunengebietes. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn*, [1892], 31: 3-109.
- RICKLEFS, R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. (Eds.), 1993a. *Species origin diversity in ecological communities*. The University of Chicago Press. Chicago.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D., 1993b. Species diversity: Regional and historical influences. En: *Species origin diversity in ecological communities*. Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago: 350-363.
- RIDRUEJO, D., 1980. *Castilla la Vieja: Santander*. Ed. Destino. Barcelona. 200 pp.
- RIDSDILL-SMITH, T.J., 1990. Competition in dung breeding insects. En: *Reproductive behaviour in Insects-Individuals and Populations*. Bailey, W.J. & Ridsdill-Smith, T.J. (Eds.). Chapman & Hall. London: 264-292.
- RITCHER, P.O., 1966. *White grubs and their allies: a study of North American Scarabaeoid larvae*. Oregon State University Press. Corvallis. 219 pp.
- ROBERTSON, J.G., 1961. Ovariole numbers in Coleoptera. *Canadian J. Zool.*, 39: 245-263.

ROBINSON, M., 1941. Studies in the Scarabaeidae of North America (Coleoptera). Parts I and II. *Trans. American Ent. Soc.*, 67: 127-136.

RODRÍGUEZ-ROMO, J., GALANTE, E. y GARCÍA-ROMÁN, M., 1988. Los Escarabeidos coprófagos de la provincia de Cáceres (España): *Scarabaeini*, *Coprini*, *Onitini* y *Oniticellini* (Col. Scarabaeidae). *Bolm. Soc. port. Ent.*, vol.III, 24 (94): 1-28.

ROJEWSKI, C., 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Entomol. Pol.*, 53: 271-279.

ROMERO-ALCARAZ, E., ÁVILA, J.M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 2000. Effect of elevation and type of habitat on the abundance and diversity of Scarabaeoid dung beetle (Scarabaeoidea) assemblages in a Mediterranean area from the Southern Iberian Peninsula. *Zoological Studies*, 39: 351-359.

ROMERO RUBIO, A., 1986 [inérito]. *Testamento Espitual de Andrés Romero Rubio*. Madrid. 23 pp.

ROMERO-SAMPER, J., 1989. Ecología de una comunidad de *Trox perlatus* (Goeze, 1777) *hispanicus* Harold, 1872, de El Pardo (Madrid). (Coleoptera, Scarabaeoidea Trogidae). *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, 4: 29-41.

ROMERO-SAMPER, J., 1993. Hábitos encaramadores de *Trypocopris pyrenaeus* (Charpentier, 1825) (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en bosques caducifolios de Cantabria (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 8: 171-174.

ROMERO-SAMPER, J., 1995. Un nuevo aporte a la corología de *Trox (Trox) sabulosus* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Scarabaeoidea: Trogidae). *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 19 (1-2): 317.

ROMERO-SAMPER, J., 1996. Notas sobre comportamiento de dos Geotrupinae (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en bosques caducifolios de Cantabria (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, [1995-96], 10/11: 233-238.

ROMERO-SAMPER, J., 2002. *Iconografía del género Iberodorcadion*. Argania editio. Barcelona. 197 pp.

ROMERO-SAMPER, J., 2007a. Comportamiento nidificador y ciclo biológico de *Onthophagus similis* (Scriba, 1790) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41: 267-270.

ROMERO-SAMPER, J., 2007b. Comportamiento reproductor y ciclo biológico de *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Aphodiidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41: 189-192.

ROMERO-SAMPER, J. y BAHILLO, P., 1993. Algunas observaciones sobre la distribución y biología de *Morimus asper* (Sulzer, 1776) (Coleoptera: Cerambycidae) en la Península Ibérica. *Boln. Asoc. Esp. Ent.*, 17 (2): 103-122.

ROMERO-SAMPER, J. y BAJET, F., 2007. Sobre la presencia de *Cheironitis furcifer* (Rossi, 1792) en el archipiélago balear (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41: 403-405.

ROMERO-SAMPER, J. y LOBO, J.M., 2006. Los coleópteros Escarabeidos telecópidos del Atlas Medio (Marruecos): influencia del tipo de hábitat, altitud y estacionalidad y relevancia en las comunidades coprófagas (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 39: 235-244.

ROMERO-SAMPER, J. y LOBO, J.M., [en preparación]. Atlas cartográfico de los coleópteros escarabaeoideos coprófagos de Marruecos.

ROMERO-SAMPER, J. y MARTÍN-PIERA, F., 1990. Comportamiento reproductor de *Trox perlatus hispanicus* Harold, 1872 y *Trox hispidus* (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Elytron*, 4: 101-109.

ROMERO-SAMPER, J. y MARTÍN-PIERA, F., 2007. Comportamiento reproductor y ciclo biológico de *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41: 189-192.

ROSANO-HERNÁNDEZ, M.C. y DELOYA, C., 2002. Interacción entre trógidios (Coleoptera: Trogidae) y tortugas marinas (Reptilia: Cheloniidae) en el Pacífico mexicano. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 87: 29-46.

ROSLIN, T. & KOIVUNEN, A., 1999. *Spatial ecology of dung beetles. Academic dissertation*. University of Helsinki. Helsinki. 109 pp.

ROTH, J.P., MACQUEEN, A. & BAY, D.E., 1988. Scarab activity and predation as mortality factors of the buffalo fly, *Haematobia irritans exigua*, in central Queensland. *Southwest. Entomol.*, 13: 119-124.

ROUGON, C., 1987. *Coléoptères Coprophiles en zone sahélienne : Étude biocénétique, comportement nidificateur, intervention dans le recyclage de la matière organique du sol*. Sc. D. thesis. Univ. Orléans. France.

ROUGON, D. & ROUGON, C., 1980. Le cleptoparasitisme en zone sahélienne : phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères Coprophages Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 291, Série D: 417-419.

ROUGON, D. & ROUGON, C., 1982. Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabaeinae Oniticellini en zone sahélienne. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 87: 272-279.

ROUGON, D. & ROUGON, C., 1983. Nidification des Scarabaeidae et cleptoparasitisme des Aphodiidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux (Col.). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 88: 496-513.

ROUGON, D., ROUGON, C., TRICHET, J. & LEVIEUX, J., 1988. Enrichissement en matière organique d'un sol sahélien au Niger par les insectes coprophages (Coléoptères, Scarabaeidae) : implications agronomiques. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 25: 413-434.

RUANO, L., MARTÍN-PIERA, F. y ANDÚJAR, A., 1988. *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (Coleoptera)*. Instituto de Estudios Albacetenses de la Excm. Diputación de Albacete y CSIC. Confederación Española de Estudios Locales, Serie I. Ensayos Históricos y Científicos, nº 32. Albacete. 201 pp.

RUIZ, J.L., 1995. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de la región de Ceuta (norte de África). Aproximación faunística. *Transfretana, Ceuta*, Monografía 2 (Estudios sobre el medio natural de Ceuta y su entorno): 11-114.

RUIZ, J.L., 1997. Hábitos encaramadores en *Trox fabricii* Reiche, 1853 (Coleoptera, Trogidae). *Zool. baetica*, 8: 245-247.

RUIZ, J.L., 1998a. Descripción de una nueva especie de *Thorectes* Mulsant, 1842 del norte de Marruecos (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Graellsia*, 54: 61-70.

RUIZ, J.L., 1998b. *Aphodius (Nimbus) anyerae* n. sp. de Aphodiini del norte de Marruecos (Coleoptera, Aphodiidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*, 15 (4): 307-315.

RUIZ, J.L., 1999. Sobre la distribución de *Aphodius (Nimbus) affinis orbignyi* Clouët, 1896 en Marruecos (Coleoptera, Aphodiidae). *Zool. Baetica*, 10: 215-218.

RUIZ, J.L., 2002. Notas de distribución de algunos *Aphodius* Illiger, 1798 en el norte de Marruecos (Coleoptera: Aphodiidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 30: 143-147.

RUIZ, J.L. y ÁVILA, J.M., 1993. Confirmación de la presencia de *Aphodius (Esymus) merdarius* (Fabricius, 1775) (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en el Norte de África. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 17 (1): 199.

RUIZ, J.L., ÁVILA, J.M. y SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1993. Estudio de una comunidad estival de Escarabeidos coprófagos en el Norte de África (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Zool. Baetica*, 4: 149-157.

SALGADO, J.M., 1983. Ciclo anual de los Escarabeidos coprófagos de ganado ovino en el área de Villafáfila (Zamora). *G. it. Ent.*, 1: 225-238.

SALGADO, J.M. y DELGADO, A., 1979. Contribución al conocimiento de los *Aphodiini* leoneses. *Publ. Inst. Zool. «Dr. Augusto Nobre» Porto*, 149: 1-48.⁸⁰

SALGADO, J.M. y DELGADO, A., 1982. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de la provincia de León. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 6 (1): 17-27.

SALGADO, J.M. y GALANTE, E., 1987. Adiciones al catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de León. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 11: 395-399.

SÁNCHEZ DRAGÓ, F., 2008. *Y si habla mal de España... es español*. Editorial Planeta. Barcelona. 370 pp.

SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1994. *Ecología de las comunidades de coleópteros en zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (sureste de la Península Ibérica)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada. 313 pp.

SÁNCHEZ-PIÑERO, F. & ÁVILA, J.M., 1992. Dung beetles (*Coleoptera*, *Scarabaeoidea*) from Arid Lands of Southern Spain. Relationships with Coprophagous Communities from Differents Biotopes. *Proceedings of the 4th ECE/XII. SIEEC*, Gödöllő: 788-793.

SÁNCHEZ-RUIZ, A., SÁNCHEZ-RUIZ, M. y LÓPEZ-COLÓN. J.I., 1994. Nuevas aportaciones al Catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (centro-sudeste de la Península Ibérica) (*Coleoptera*). *Giornale Italiano di Entomologia*, 7: 143-156.

SANDOVAL, P.J. y ÁVILA, J.M., 1989. Autoecología de las especies de Scarabaeoidea (*Coleoptera*) coprófagos de los excrementos de conejo [*Oryctolagus cuniculus*

⁸⁰ Otra versión puede encontrarse en la siguiente referencia. SALGADO, J.M. y DELGADO, A., 1979. Contribución al conocimiento de los *Aphodiini* leoneses. *Anais Faculdade Ciencias, Porto*, 61 (1-4): 155-192.

(Linneo)] en la provincia de Granada (España). *Abstract Volume, International Congress of Coleopterology*: 135. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona: 135.

SANTOS-REIS, M. & CORREIA, A.I. (Eds.), 1999. *Caracterização da flora e da fauna do Montado da Herdade da Ribeira Abaixo (Grândola-Baixo Alentejo)*. Centro de Biología Ambiental. Lisboa.

SATO, H., 1988. Further Observations on the Nesting Behaviour of a Subsocial Ball-rolling Scarab, *Kepher aegyptiorum*. *Kontyû, Tokyo*, 56 (4): 873-878.

SATO, H. & HIRAMATSU, K., 1993. Mating behaviour and sexual selection in the African ball-rolling scarab *Kepher platynotus* (Bates) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, 27: 657-668.

SATO, H. & IMAMORI, M., 1986a. Nidification of an African Ball-rolling Scarab, *Scarabaeus platynotus* Bates (Coleoptera, Scarabaeidae). *Kontyû, Tokyo*, 54 (2): 203-207.

SATO, H. & IMAMORI, M., 1986b. Production of Two Brood Pears from One Dung Ball in an African Ball-Roller, *Scarabaeus aegyptiorum* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Kontyû, Tokyo*, 54 (3): 381-385.

SATO, H. & IMAMORI, M., 1987. Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kepher platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 12: 415-425.

SAUARESSING, T.M., 2003. Ação de lactonas macrocíclicas sobre o desenvolvimento e a sobrevivência do besouro coprófago *Digitonthophagus gazella*. *Hora Veterinária*, 23: 49-52.

SCHAEFFER, C., 1915. New Coleoptera and miscellaneous notes. *Jour. New York Ent. Soc.*, 23 (1): 47-55.

SCHATZMAYR, A., 1930. Risultati scientifici delle spedizioni entomologiche di S.A.S. il principe Alessandro Della Torre e Taso nell'Africa settentrionale e in Sicilia. *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, 62: 110-114.

SCHATZMAYR, A., 1946. Gli Scarabeidi coprofagi della Libia e dell'Egitto. *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano*, 85 (1-2): 40-84.

SCHMIDT, A., 1922. Aphodiinae. Das Tierreich, Lieferung 45. Walter de Gruyter and Co., Berlin. 716 pp.

SCHMITT, T., HABEL, J.C., ZIMMERMANN, M. & MÜLLER, P., 2006. Genetic differentiation on the marbled white butterfly, *Melanargia galathea*, accounts for glacial distribution patterns and postglacial range expansion in southeastern Europe. *Molecular Ecology*, 15: 1.889-1.901.

SCHOLTZ, C.H., 1982. Catalogue of world Trogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Republic of South Africa, Department of Agriculture and Fisheries. *Entomology Memoir, Pretoria*, 54: 1-27.

SCHOLTZ, C.H., 1986. Phylogeny and systematics of the Trogidae (Col.: Scarabaeoidea). *Syst. Entom.*, 11: 355-363.

SCHOLTZ, C.H., 1990. Revision of the Trogidae of South America (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 24: 1.391-1.456.

SCHOLTZ, C.H., BROWNE, D.J. & KUKALOVA-PECK, J., 1994. Glaresidae, archaopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 19: 259-277.

SCHOLTZ, C.H. & CAVENEY, S., 1989. Ecology of southern African desert Trogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Abstract Volume, International Congress of Coleopterology*: 68. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona: 68.

SCHOLTZ, C.H. & CHOWN, C.L., 1995. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. En: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pakaluk, J. & Slipinski, S.A. (Eds.). Muzeum I Instytut Zoologii PAN. Warszawa: 355-374.

SCHOOLMEESTERS, P., 1995. Scarabaeidae collected during a trip to Tunisia (Coleoptera). *Phegea*, 23 (1): 57.

SCHOOLMEESTERS, P., 2005. *World Scarabaeidae database*. In *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist* (FA Bisby, MA Ruggiero, YR Roskov, M Cachuela-Palacio, SW Kimani, PM Kirk, A Soulier-Perkins and J van Hertum, eds). CD-Rom; Species 2000: Reading, U.K.

SCHWARZ, E.A., 1878. The Coleoptera of Florida. *Proc. Amer. Philosoph. Soc.*, 17: 353-469.

SEABRA, A.F. DE, 1907. *Estudos sobre os animaes uteis e nocivos á Agricultura. IV: Esboço monographico sobre os Scarabaeidos de Portugal (Coprini)*. Imprensa Nacional. Lisboa. 176 pp.

SEABRA, A.F. DE, 1943. Contribuições para o inventario da fauna lusitânica. *Insecta, Coleoptera. Memórias e Estudos do Museo Zoológico da Universidade de Coimbra*, 142: 1-152.

SECQ, B. & SECQ, M., 1989. Notes et liste de Coléoptères recoltés en Espagne. *Bulletin Sciences Nat.*, 62: 4-8.

SERRANO, A., BOIEIRO, A. & AGUIAR, C., 1999. Escarabaeóides (Insectos, Coleópteros). En: *Caracterização da flora e da fauna do Montado da Herdade da Ribeira Abaixo (Grândola-Baixo Alentejo)*. Santos-Reis, M. & Correia, A.I. (Eds.). Centro de Biología Ambiental. Lisboa: 119-150.

SHEPERD, V.E. & CHAPMAN, C.A., 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *J. Trop. Ecol.*, 14: 199-215.

SIEGEL, S. & CASTELLAN, N.J. (Eds.), 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences*. McGraw-Hill Education. New York. 399 pp.

SILVA, P.G., ZAZO, C., BADAJÍ, T., BAENA, J., LARIO, J. y ROSAS, A., 2007. *Tabla Cronoestratigráfica del Cuaternario de la Península Ibérica*. Asociación Española para el estudio del Cuaternario. <http://www.tierra.rediris.es/aequa>

SMITH, E.P. & van BELLE, G., 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40: 119-129.

SPECTOR, S. & FORSYTH, A.B., 1998. Indicator taxa in the vanishing tropics. En: *Conservation in a Changing World*. Balmford, A. & Mace, G. (Eds.). Zoological Society of London. London: 181-210.

SPELLEBERG, I.F., 1982. *Biology of Reptiles. An Ecological Approach*. Blackie ed. Glasgow.

STEBNICKA, Z., 1980. Scarabaeoidea (Coleoptera) of the Democratic People's Republic of Korea. *Acta zoologica cracoviensia*, 24 (5): 191-298.

STEVENSON, B.G. & DINDAL, D.L., 1985. Growth and development of *Aphodius* beetles (Scarabaeidae) in laboratory microcosms of cow dung. *Coleopt. Bull.*, 39 (3): 215-220.

STEYSKAL, G.C., MURPHY, W.F. & HOOVER, E.M., 1986. Insects and mites: techniques for collection and preservation. *United States Department of Agriculture*, 1443: 1-16.

STRASSEN, R., 1967. Arten-übersicht der gattung *Scarabaeus* Linnaeus (Scarabaeidae) mit besonderer berücksichtigung der áthiopischen formen. *Entomologische Blätter*, 63 (3): 129-173.

STREET, A. & GASSE, F., 1981. Recent developments in research into the Quaternary climatic history of the Sahara. En: *Sahara: Ecological Change and Early Economic History*. Allen, J.A. (Ed.). Menas Press. London: 7-28.

STRONG, L. & WALL, R., 1994. Effect of ivermectin and moxidectin on the insects of cattle dung. *Bull. Entomol. Res.*, 84: 403-409.

SUC, J.P., 1984. Origin and Evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-432.

SVENNING, J.C. & SKOV, F., 2007. Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters*, 10: 453-460.

TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.G. & COSSON, J.F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.

TAUZIN, P., 1990. Coléoptères *Scarabaeoidea* coprophages du Maroc. *L'Entomologiste*, 46 (4): 159-165.

TELLERÍA JORGE, J.L., 1991. *Zoología evolutiva de los vertebrados*. Editorial Síntesis. Madrid. 168 pp.

TENEBAUM, S., 1915. *Fauna Koleopterologiczna wysp Balearskich*. Skland Główny w Ksiegarni Gebethnera i Wolffa. Warszawa. 150 pp.

THÉORODIDÈS, J., 1950. Observations écologiques et faunistiques sur des Coléoptères coprophages des pyrénées-orientales. *Vie et Milieu. Bull. du Lab. Arago*, Tome premier, pp. 460-465.

TORIBIO, J.M.M., 1985. Los Cerambycidae y Scarabaeidae de Montebatres en el término municipal de Batres (Madrid). *Bol. Gr. Ent. Madrid*, 1: 129-141.

TORRECILLAS VELASCO, A., 2006. *Dos civilizaciones en conflicto. España en el África musulmana. Historia de una guerra de 400 años (1497-1927)*. Quiron Ediciones. Valladolid. 732 pp.

TORRES-SALA, J. DE, 1962. *Catálogo de la colección entomológica «Torres Sala» de coleópteros y lepidópteros de todo el mundo*, vol. 1. Diputación Provincial de Valencia. Valencia. 487 pp.

TOTI, D.S., COYLE, F.A. & MILLER, J.A., 2000. A structured inventory of appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *J. Arachnol.*, 28: 329-345.

TYNDALE-BISCOE, M. & VOGT, W.G., 1996. Population status of the bush fly, *Musca vetustissima* (Diptera: Muscidae), and the native dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) in south-eastern Australia in relation to establishment of exotic dung beetles. *Bull. Entomol. Res.*, 86: 183-192.

UHAGÓN, S., 1879. Coleópteros de Badajoz. Segunda parte. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 8: 187-216.

URQUIJO, A., 1989. *Altos vuelos. Precursores insólitos del turismo cinegético en la España del XIX*. Aldaba Ediciones. Madrid. 221 pp.

URSENBACHER, S., CARLSSON, M., HERFER, V., TEGELSTRÖM, H. & FUMAGALLI, L., 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology*, 15: 3.425-3.437.

VALVERDE, J.A. y TERUELO, S., 2001. *Los lobos de Morla*. Al Andalus Ediciones. Sevilla. 550 pp.

VANDER WALL, S.B., KUHN, K.M. & BECK, M.J., 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 155-161.

VANDER WALL, S.B. & LONGLAND, W.S., 2005. Diplochory and the evolution of seed dispersal. En: *Seed fate. Predation, dispersal and seeding establishment*. Forget, P.-M., Lambert, J., Hulme, P. & Wander Wal, S.B. (Eds.). CABI Publishing. Oxon, UK.

VAN EMDEN, F.L., 1948. *Trox* larva feeding on locust eggs in Somalia. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 17: 145-148.

VAURIE, P., 1955. A revision of the genus *Trox* in North America (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, 106 (1): 1-89.

VAURIE, P., 1962. A revision of the genus *Trox* in South America (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, 124: 105-167.

VEIGA, C.M., 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Perfiles autoecológicos*. Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid. 195 pp.

VEIGA, C.M., 1985a. Consideraciones sobre hábitos de necrofagia en algunas especies de Scarabaeoidea Laparosticti paleárticas (Insecta, Coleoptera). Actas II Congresso ibérico de Entomologia, Lisboa. Suplemento nº 1 ao *Boletim da Sociedade portuguesa de Entomologia*, 2: 123-134.

VEIGA, C.M., 1985b. Contribución a la biología de los Scarabaeoidea coprófagos ibéricos. Estudio autoecológico de *Aphodius (Nimbus) affinis* Panzer (Coleoptera, Aphodiidae). Actas II Congreso ibérico de Entomología, Lisboa. Suplemento nº 1 ao *Boletim da Sociedade portuguesa de Entomologia*, 2: 113-121.

VEIGA, C.M., 1998. *Los Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae) Ibéricos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 573 pp. + apéndices.

VEIGA, C.M., LOBO, J.M. y MARTÍN-PIERA, F., 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II. Análisis de efectividad. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 26 (1): 91-109.

VEIGA, C.M. y MARTÍN-PIERA, F., 1988. *Las familias, tribus y géneros de los Scarabaeoidea (Col.) ibero-baleares*. Claves para la identificación de la fauna española, 26. Cátedra de Entomología. Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid. 88 pp.

VERDÚ, J.R., 1998. *Biología de los Escarabeidos coprófagos en ecosistemas iberolevantinos. Ecología y análisis biogeográfico (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.

VILLALBA, S., LOBO, J.M., MARTÍN-PIERA, F & ZARDOYA, R., 2002. Phylogenetic relationships of Iberian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae): Insights on the evolution of nesting behaviour. *Journal of Molecular Evolution*, 55: 116-126.

VIVES, E., 1983. *Revision del género Iberodorcadion (Coleópteros: Cerambycids)*. Publicaciones del Instituto Español de Entomología. CSIC. Madrid. 171 pp.

VULINEC, K., 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys and conservation in Amazonia. *Florida Entomol.*, 83: 229-241.

WALL, R. & STRONG, L., 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. *Nature, London*, 327: 418-421.

WALTER, P., 1980. Comportement de recherche et d'exploitation d'une masse stercorale chez quelques coprophages afro-tropicaux (Col. Scarabaeidae). *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 16 (2): 307-323.

WARDHAUGH, K.G. & MAHON, R.J., 1991. Ivermectin residues in sheep and cattle dung and their effects on dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) colonization and dung burial. *Bull. Entomol. Res.*, 81: 333-339.

WARDHAUGH, K.G., MAHON, R.J., AXELSEN, A., ROWLAND, M.W. & WANJURA, W., 1993. Effects of ivermectin residues in sheep dung on the development and survival of the bushfly, *Musca vetustissima* Walker and a scarabaeinae dung beetle *Euoniticellus fulvus* Goeze. *Veterinary Parasitology*, 48: 139-157.

- WARDHAUGH, K.G. & RODRÍGUEZ-MENÉNDEZ, H., 1988. The effect of the anti-parasitic drug, ivermectin, on the development and survival of the dung-breeding fly, *Orthelia cornicina* (F.) and the scarabaeinae dung beetles, *Copris hispanus* L., *Bubas bubalus* (Olivier) and *Onitis belial* F. J. Appl. Ent., 106: 381-389.
- WASSMER, T., 1995. Selection of the spatial habitat of coprophagous beetles in the Kaisersthul area near Freiburg (SW-Germany). *Acta Oecologica*, 16 (4): 461-478.
- WATERHOUSE, D.F., 1974. The biological control of dung. *Scientific American*, 230: 101-109.
- WEBB, T., BARTLEIN, P.J., HARRISON, S.P. & ANDERSON, K.H., 1993. Vegetation, lake levels, and climate in Eastern North America for the past 18,000 years, in Global Climates since the Last Glacial Maximun. En: *Vegetation, lake levels, and climate in Eastern North America for the past 18,000 Years*. Wright, H.E. *et al.* (Eds.). University of Minnesota Press. Minneapolis: 415-467.
- WHITE, E., 1960. The natural history of *Aphodius* (Col., Scarabaeidae) in northern Pennines. *Entomologist's Monthly Magazin*, 96: 25-30.
- WHITE, M.J.D., 1978. *Modes of Speciation*. W.H. Freeman & Co. San Francisco.
- WILLIAMS, K.A. & VILLET, M.H., 2006. A history of southern African research relevant to forensic entomology. *South African Journal of Science*, 102: 59-65.
- WILLIMZIK, E., 1930. Über den Bau der Ovarien verschiedner Coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 18: 669-700.
- WILLOTT, S. J., 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *J. Appl. Ecol.*, 38: 484-486.

WINKLER, A., 1929. *Catalogus Coleopterorum Regionis Palearcticae*. Albert Winkler. Vienna: 1.025-1.130.

WOODRUFF, R.E., 1973. *Arthropods of Florida and neighboring land areas*, vol. 8: *The Scarab beetles of Florida. (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Part I: *The Laparosticti (Subfamilies: Scarabaeinae, Aphodiinae, Hybosorinae, Ochodaeinae, Geotrupinae, Acanthocerinae)*. Florida Department of Agriculture and Consumer Services. Florida. 220 pp.

WOODWARD, F.I., LOMAS, M.R. & KELLY, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 359: 465-1.476.

World Meteorological Organization, 2007. En: <http://worldweather.wmo.int>

XAMBEAU, V., 1982. Moeurs et metamorphoses d'insectes. *Annls. Soc. Linn. Lyon*, 39: 135-185.

YOKOYAMA, K.H., KAI, H. & TSUCHIYAMA, H., 1991a. Paracoprid dung beetles and gaseous loss nitrogen from cow dung. *Soil Biol. Biochem.*, 23 (7): 643-647.

YOKOYAMA, K.H., HAI, H., KOGA, T. & AIBE, T., 1991b. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlaying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biol. Biochem.*, 23 (7): 649-653.

YOUNG, O.P., 1991. The attraction of Neotropical *Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)* to reptile and amphibian fecal material. *The Coleopterist Bulletin*, 35: 345-348.

ZACHARIEVA, B., 1965a. Beitrag zur erforschung der coprophagen Scarabaeoidea (Coleoptera) aus den Ostrophoden. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée*, 19: 129-134.

ZACHARIEVA, B., 1965b. Scarabaeidae (Coleoptera) aus Thrakien. En: *Die Fauna Thrakiens*. Sofia, 2: 229-254. A. K. Valkanov Ed. Bulgarian Academy of Sciences. Sofia.

ZAMORA-PASTOR, J., 2005. Los Escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) en la evaluación del estado de conservación de agrosistemas tradicionales mediterráneos. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 29 (3-4): 99-120.

ZIANI, S.A., 2005. Stereopyge, nome da conservare per Stereopyge A. Costa, 1847 (Insecta Coleoptera Geotrupidae). *Cuaderno di Studi e Notizie di Storia Naturale Della Romagna*, 20: 109-113.

ZULUETA, A., 1940. *El mundo de los insectos*. Espasa-Calpe. Madrid. 94 pp.

ZUNINO, M., 1979a. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolletino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 1: 1-18.

ZUNINO, M., 1979b. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Scarabaeidae, Tribus Onthophagini. En: *Fauna of Saudi Arabia*. Büttiker, W. & Krupp, F. (Eds.). Riyadh: 289-291.

ZUNINO, M., 1979c. Revisión de las especies paleárticas del subgénero *Onthophagus* (*sensu stricto*) Latr. Los tipos de J.M. de la Fuente y M. de la Paz Graëlls en el Instituto Español de Entomología (Col., Scarabaeoidea). *Eos*, 53: 315-319.

ZUNINO, M., 1982. Contributo alla conoscenza del popolamento di Scarabeidi coprofagi (Coleoptera, Scarabaeoidea) delle Alte Langhe piemontesi. *Bolletino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 2: 5-28.

ZUNINO, M., 1984a. Essai préliminaire sur l'évolution des armures génitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 88: 531-542.

ZUNINO, M., 1984b. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bolletino del Museo Regionali di Scienze Naturali, Torino*, 2: 9-162.

ZUNINO, M., 1985a. Las relaciones taxonómicas de los *Phanaeina* (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomológica Mexicana*, 64: 101-115.

ZUNINO, M., 1985b. Gli Scarabaeoidea coprofagi dell'area euromediterranea: relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti XIV Congr. Naz. Ital. Ent.* Palermo. 321-325.

ZUNINO, M., 1987. Larval stridulation and feeding behaviour in Trogid beetles (Coleoptera). *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.*, 20 (332): 299-300.

ZUNINO, M., 1991. Food Relocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. *Advances in Coleopterology*: 297-314. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona.

ZUNINO, M. & BARBERO, E., 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Aphodiinae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 2: 334.

ZUNINO, M. y PALESTRINI, C., 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaeus* (Charp.) adulto (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Graellsia*, 42: 205-216.

ZUNINO, M. y MÉLIC, A. (Eds.), 2007. *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza. 210 pp.

ANEXO I

RELACIÓN PORMENORIZADA DE LOS REGISTROS EFECTUADOS DURANTE EL MUESTREO DE OCTUBRE DE 2003, EN LO QUE SE REFIERE A LA ABUNDANCIA.

Se ofrecen las localidades por orden altitudinal.

Aguelmane-Azigza (pastizal a 1.560 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	Totales	Tots./Fams.
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	3	2	5	9	5	4		3	31	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>				1					1	
	<i>Cheironitis hungaricus</i> ssp. <i>irroratus</i>			1						1	
	<i>Euonthophagus crocatus</i>					1				1	
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	4	7	16	22	17	26	13	14	119	
Scarabaeidae	<i>O. (Onthophagus) taurus</i>	1			2	1				4	
	<i>O. (Palaeonthophagus) nebulosus</i>						1			1	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>			1	1					2	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>			1	1					2	371
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>	19	19	30	31	39	35	12	24	209	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>		1	1						2	2
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis</i> ssp. <i>dorbignyi</i>		2	2	3	2	1	2		12	
	<i>A. (Anomius) castaneus</i>	5	3	7	23	21	46	2	9	116	
	<i>A. (Amidorus) moraguesi</i>	124	135	471	422	378	506	186	247	2.469	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	23	17	21	57	22	27	11	39	217	2.858
	<i>A. (Otophorus) haemorrhoidalis</i>			1						1	
	<i>A. (Calamosternus) granarius</i>	3	3	4	8	3	5	2	6	34	
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	4	1	2		1		1		9	
Trogidae	<i>Trox fabricii</i>	1					1			2	2
	Totales	187	190	563	580	490	652	229	342	3.233	3.233

Tizi-n-tretten (pastizal a 1.680 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	28	4	35	38	110	52	11	27	305	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>					1	1			2	
Scarabaeidae	<i>Gymnopleurus sturmi</i>					1				1	329
	<i>Onthophagus (Palaeonthopgagus) similis</i>					2				2	
	<i>O. (Palaeonthopgagus) opacicollis</i>	2		3	1	3	8	2		19	
	<i>Stereopyge douei</i>		1	2		18	3		3	27	28
Geotrupidae	<i>Thorectes armifrons</i>					1				1	
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis ssp. dorbignyi</i>	1		4		4	3		1	13	
	<i>A. (Anomius) castaneus</i>			2		2	1	1	5	11	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	18	3	47	8	64	39	12	22	213	261
	<i>A. (Anomius) peyerimhoffi</i>			3		2	4			9	
	<i>A. (Calamosternus) granarius</i>		1				1			2	
	<i>A. (Chilothorax) melanostictus</i>			4		4	4	1		13	
	Totales	49	9	100	47	212	116	27	58	618	618

Ain-Leuh (pastizal a 1.777 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	454	211	265	34	205	158	106	223	131	160	1.947	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	23	12	13	3	7	7	7	11	7	14	104	
	<i>Scarabaeus (Scarabaeus) sacer</i>	2	1	2		1				1		7	
	<i>Bubas bison</i>	1								1		2	
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) similis</i>	14	25	17	1	8	3	1	18	13	16	116	2.328
Scarabaeidae	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	31	20	10	3	3	4	2	17	19	3	112	
	<i>O. (Onthophagus) taurus</i>						1					1	
	<i>O. (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>								1			1	
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>							2				2	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>	7	4	8		1		2	2	9	3	36	
	<i>Thorectes armifrons</i>	2	1			1				3		7	
Geotrupidae	<i>Stereopyge douei</i>						1					1	13
	<i>Sericotrupes niger</i>	1		1			1		1	1		5	
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis</i> ssp. <i>dorbignyi</i>	10	6	10	3	4	3	4	9	1	5	55	
	<i>A. (Anomius) castaneus</i>	19	3	3		2					4	31	
	<i>A. (Amidorus) moraguesi</i>					2			3			5	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	22	4	16		11	2	3	6	3	11	78	402
	<i>A. (Otophorus) haemorrhoidalis</i>					1						1	
	<i>A. (Calamosternus) granarius</i>	6							3		2	11	
	<i>A. (Neobodilus) ghardimaouensis</i>	6										6	
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	53	19	52	2	16	7	3	21	10	32	215	
Trogidae	<i>Trox fabricii</i>							1				1	1
	Totales	651	306	397	46	262	187	131	315	199	250	2.744	2.744

Tagounit (bosque a 1.780 metros). Muestreo correspondiente a octubre 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	18	23	20	31	40	19	22	9	38	20	240	
Scarabeidae	<i>Sisyphus schaefferi</i>	19	17	41	57	48	12	44	14	63	17	332	609
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	2		2	9	4		8	2	7	3	37	
	<i>Sericotrupes niger</i>	1	3	2	10	3	1	7		19	6	52	90
Geotrupidae	<i>Thorectes armifrons</i>	4	3	2	2	5	2	5	2	9	4	38	
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis</i> ssp. <i>dorbignyi</i>	2.708	637	1.462	4.410	1.640	1.728	3.618	449	5.992	1.530	24.174	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>		3		9	8	1	5	1	8	2	37	84.330
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	5.481	1.404	4.454	13.104	5.289	3.328	7.992	639	14.382	4.046	60.119	
	Totales	8.233	2.090	5.983	17.632	7.037	5.091	11.701	1.116	20.518	5.628	85.029	85.029

Tizi-n-tretten (bosque a 1.805 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	6	5	6	10	8	15	13	22	5	12	102	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	4	2	19	13	10	15	29	94	35	14	235	
Scarabaeidae	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i>								1	1		2	340
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>					1						1	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>		1					1	2	2	1	7	33
	<i>Thorectes armifrons</i>	1	3	5	1			6	2	7	1	26	
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis ssp. dorbignyi</i>	5	9	4	4	5	11	4	6	12	5	65	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>			1	2		3		4		1	11	134
	<i>A. (Otophorus) haemorrhoidalis</i>				1							1	
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	12		10	2	6	3	1	14	9		57	
Trogidae	<i>Trox fabricii</i>					1						1	1
	Totales	28	20	45	33	31	47	54	145	71	34	508	508

Ain-Kahla 1 (pastizal a 1.895 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

[illegible]

Mischliffen (pastizal a 1.926 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateucheutus) laticollis</i>	20	34	169	29	60	126	29	187	45	699	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	2	2	15	1	7	8		10	4	49	
Scarabaeidae	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i>		5	16	9	8	19	3	14	8	82	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>			4		4	3		18		29	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>						1		3	2	6	886
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	1	1	2		2			1		7	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>		4	4		2	1		2	1	14	
	<i>Thorectes armifrons</i>	2		4	3	2		1	3		15	
Geotrupidae	<i>Stereopyge douei</i>								1		1	21
	<i>Sericotrupes niger</i>			1	1	1			2		5	
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis ssp. dorbignyi</i>	7	13	28	1	30	22	12	27	25	165	
	<i>A. (Anomius) castaneus</i>				1		1	2	3		7	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	2	3	5	1	5	6	1	8	5	36	548
	<i>A. (Calamosternus) granarius</i>	1		1		1			1	1	5	
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	14	29	65	6	75	57	20	35	34	335	
Trogidae	<i>Trox fabricii</i>			1							1	1
	Totales	49	91	315	52	197	244	68	315	125	1.456	1.456

Jbel Hebri (pastizal a 1.930 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Scarabaeus) sacer</i>						1		1			2	
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	68	451	133	230	61	261	104	186	155	159	1.808	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	1	1		1		1		2			6	
<i>Scarabaeidae</i>	<i>Bubas bison</i>							1				1	
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	1	11	8	2	2	7		10		3	44	
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>						1					1	
	<i>Onthophagus vacca</i>		1					1	1			3	1.867
	<i>O. (Palaeonthophagus) marginalis ssp. andalusicus</i>		1				1					2	
	<i>Sericotrupes niger</i>			1					1			2	
<i>Geotrupidae</i>	<i>Stereopyge douei</i>		4	6	1					4	1	16	68
	<i>Thorectes armifrons</i>	6	4	4	5	1	3	3	3	16	5	50	
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis ssp. dorbignyi</i>	3	68	14	17	2	72	39	53	23	8	299	
<i>Aphodiidae</i>	<i>A. (Anomius) castaneus</i>		1	1		1	2	3	2			10	
	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	1	11	3	3	2	12	6	9	7		54	679
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	3	49	19	16	8	109	55	42	15		316	
	Totales	83	602	189	275	77	470	212	310	220	176	2.614	2.614

Ain-Kahla (bosque a 2.043 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Sisyphus schaefferi</i>					1						1	
Scarabaeidae	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i>										1	1	2
	<i>Thorectes armifrons</i>	1	2	3	3	1	2			1	5	18	20
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>				1					1		2	
	<i>A. (Nimbus) affinis ssp. dorbignyi</i>	462	197	591	547	697	378	567	543	513	483	4.978	
Aphodiidae	<i>A. (Chilothorax) melanostictus</i>	506	247	639	613	704	435	679	647	756	754	5.980	10.958
	Totales	969	446	1.233	1.164	1.403	815	1.246	1.190	1.271	1.243	10.980	10.980

Ain-Kahla 2 (pastizal a 2.050 metros). Muestreo correspondiente a octubre de 2003.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	40	10	4	2	6	16	1	2	2	2	85	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>		5	2		2	4	1		1	1	16	
	<i>Caccobius schreberi</i>									1		1	
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) similis</i>	3	5	1		1	2			1		13	
Scarabaeidae	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	6	2	3		3	2	2	1			19	148
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>	1					1			2		4	
	<i>O. (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>Andalusicus</i>						1					1	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>	2	2	3		1	1					9	
	<i>Thorectes armifrons</i>	2										2	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes Níger</i>						1					1	3
	<i>Aphodius (Nimbus) affinis</i> ssp. <i>Dorbignyi</i>	3	5			1	18	1	1	3	1	33	
	<i>A. (Anomius) castaneus</i>						1	1	1	2		5	
	<i>A. (Amidorus) moraguesi</i>	8	15	3	5	7	4	3		4	4	53	
Aphodiidae	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	9	14	2	2	2	9	4	2	2		46	239
	<i>A. (Ammoecius) elevatus</i>	3	2				2					7	
	<i>A. (Calamosternus) granarius</i>					1						1	
	<i>A. (Chilo thorax) melanostictus</i>	8	9		6	10	55	1	2	3		94	
Trogidae	<i>Trox fabricii</i>									1	2	3	3
	Totales	85	69	18	15	34	117	14	9	22	10	393	393

[illegible]

	A. <i>ghardimaouensis</i>			6								6		
	A. <i>granarius</i>	34	2	11			8	7			1	63		
Trogi.	<i>Trox fabricii</i>	2		1		1		1			3	8	8	8
	Totales Exs./zona	3.233	618	2.744	85.029	508	5.229	1.458	2.614	10.980	393	112.806		
	Totales Sps./zona	19	13	22	8	11	22	17	15	6	19			

ANEXO II

**RELACIÓN PORMENORIZADA DE LOS REGISTROS
EFECTUADOS DURANTE EL MUESTREO DE MAYO DE 2005,
EN LO QUE SE REFIERE A LA ABUNDANCIA.**

Se ofrecen las localidades por orden altitudinal.

Aguelmane-Azigza (pastizal a 1.560 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus sacer</i>	1		2		1			1			5	
	<i>S. laticollis</i>						1					1	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>			1								1	
	<i>G. sturmi</i>	1	1	1				1	2	4	2	12	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>			1								1	
	<i>Onitis alexis</i>	6	2	11	1	3		8	3	14	11	59	
	<i>O. ion</i>	2	2	2		1			2	4	2	15	
	<i>Cheironitis furcifer</i>					1						1	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>	1						4		6	3	14	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	61	20	64	20	43	25	79	49	112	76	549	927
	<i>Onthophagus marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	4	3	3	2	8		10	5	9	6	50	
	<i>O. maki</i>	2		1		1		2	3	2		11	
	<i>O. hirtus</i>	1	1	3	1		1	2	1	4	3	17	
	<i>O. vacca</i>	23	2	18	4	8	2	39	22	36	18	172	
	<i>O. opacicollis</i>			1								1	
	<i>O. similis</i>				1	1		2		2	1	7	
	<i>O. punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i>		1									1	
	<i>O. nebulosus</i>							2	2	2		6	
	<i>O. nigellus</i>									1		1	
	<i>Caccobius schreberi</i>							3				3	
	<i>Aphodius castaneus</i>									1	1	2	
	<i>A. fimetarius</i>	15	14	14	9	7	10	10	9	19	14	121	
	<i>A. granarius</i>			2								2	
Aphodiidae	<i>A. subterraneus</i>		1	1		3						5	185
	<i>A. quadriguttatus</i>		1				1			2		4	
	<i>A. lividus</i>									1		1	
	<i>A. longispina</i>	6	4	15	4	1	2	5	2	7	4	50	
	Totales	123	52	140	42	78	42	167	101	226	141	1.112	1.112

Tizi-n-tretten (pastizal a 1.680 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	1	3	4	4	3		1		2	3	21	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>		1	1	3			2			2	9	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>							1				1	
	<i>Onitis alexis</i>		1		2			4		3	1	11	
	<i>O. numida</i>	1										1	
	<i>Cheironitis furcifer</i>									1		1	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>			1				1				2	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	1	4	1	1	6	1	9		3		26	209
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	1	6	4	2	5	3	13	6	4	3	47	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>	8	6	4	1	8	1	5		4	8	45	
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	2	5	6	2	9		2	3	3	5	37	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>						1	6				7	
	<i>Caccobius schreberi</i>				1							1	
	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	3	1	1		2					1	8	
	<i>A. (Colobopterus) erraticus</i>								1			1	
Aphodiidae	<i>A. (Eupleurus) subterraneus</i>		1	1		3		1	1	1	1	9	50
	<i>A. (Labarrus) lividus</i>	3				1		3	1			8	
	<i>A. (Melaphodius) barbarus</i>		1	3						1		5	
	<i>A. (Bodilus) longispina</i>		3	1		1			2	3		10	
	<i>A. (Bodilus) lugens</i>					1						1	
	<i>A. (Mecynodes) leucopterus</i>			2	3			1		1	1	8	
Geotrupidae	<i>Stereopyge douei</i>		1									1	1
	Totales	20	33	29	19	39	6	49	14	26	25	260	260

Ain-Leuh (pastizal a 1.777 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	2	9	4	2	4	13		14	8	23	79	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	2	1	5	1	1		1	1	1	4	17	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	1	3	1	2	2			1	1	6	17	
	<i>G. sturmi</i>	1	1	1	3				1	1	3	11	
	<i>Onitis alexis</i>	4	14	4	7	5	5		10	10	11	70	
	<i>Cheironitis furcifer</i>		1		2							3	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>	8	3	4	5	5	12	2	3	5	10	57	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	76	103	58	50	50	43	39	49	25	68	561	3.236
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	32	81	78	42	43	54	36	58	9	129	562	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>	59	141	66	47	76	67	32	99	130	136	853	
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	51	124	70	40	64	72	23	88	117	131	780	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>	7	29	18	17	10	7	10	13	2	25	138	
	<i>O. (Onthophagus) taurus</i>		1	2		1			2		6	12	
	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	9	12	3	4	6	8	1	7	2	3	55	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>	1	1	2		3		1				8	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>			2				1		2	1	6	
	<i>O. (Palaeonthophagus) latigena</i>			1								1	
	<i>Caccobius schreberi</i>			1			2			1	2	6	
	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	2			1	3	1	2				9	
Aphodiidae	<i>A. (Eupleurus) subterraneus</i>	1	3	4	1	1	4	1	7		4	26	39
	<i>A. (Labarrus) lividus</i>			2			2					4	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>										1	1	2
	<i>Stereopyge douei</i>									1		1	
	Totales	256	527	326	224	274	290	149	353	315	563	3.277	3.277

Tagounit (bosque a 1.780 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	12	3	2	5	2	3	5	6	38	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	79	44	12	6	10	22	74	71	318	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>		1							1	
	<i>Euonthophagus crocatus</i>		1	3						4	
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	3	1			1	1	2	2	10	
Scarabeidae	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>	15		3			3	21	12	54	833
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	11	2	2		1		15	16	47	
	<i>O. (Palaeonthopagus) vacca</i>	4	2			1	1		4	12	
	<i>O. (Onthphagus) taurus</i>	1	1	2			1	2		7	
	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	30	21	7	1	8	8	33	23	131	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>	58	17	5		2	6	69	51	208	
	<i>Caccobius schreberi</i>						2		1	3	
Aphodiidae	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	15	6	3	3	6	6	3	26	68	131
	<i>A. (Melinopterus) consputus</i>	13	21	6	2	3	10	2	6	63	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>			1			1		3	5	5
	Totales	241	120	46	17	34	64	226	221	969	969

Tizi-n-tretten (bosque a 1.805 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>			2	3		1		1	2		9	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	15	18	2	32	14	4	2	50	12	10	159	
	<i>Bubas bison</i>						1					1	
	<i>Onitis belial</i>					1						1	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>							1				1	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	1	5	1	5			4	5	3		24	533
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>				4	1		1	2	3	2	13	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>		11	11	26	9	5	16	3	26		107	
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	1	7	18	29	8		13	2	36		114	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>		7	2	3	1	5	5		2	2	27	
	<i>O. (Onthophagus) taurus</i>							1	1			2	
	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>			4	3		7		6	5		25	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>	4	10	2	9			6	6	5		42	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>							1				1	
	<i>O. (Parentius) punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i>	1										1	
	<i>Caccobius schreberi</i>		1		3			1	1			6	
	<i>Aphodius (Anmoecius) elevatus</i>	1	1				2					4	
	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	4	19	8	27	2	11	17	34	11	7	140	
Aphodiidae	<i>A. (Eupleurus) subterraneus</i>		2									2	191
	<i>A. (Melinopterus) consputus</i>	6	3	2	5	2	6		19		2	45	
	Totales	33	84	52	149	38	42	68	130	105	23	724	724

Ain Kahla 1 (pastizal a 1.895 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	1		1	1	1	4	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	1		2	1	1	5	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>					1	1	
	<i>G. sturmi</i>	3	1				4	
	<i>Onitis alexis</i>	4	10	4	4	3	25	
	<i>O. belial</i>		1				1	
	<i>Cheironitis furcifer</i>	1			1		2	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>	5	14	5	10	4	38	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	64	91	78	92	49	374	1.062
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	29	59	38	50	23	199	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>	23	26	16	29	13	107	
	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	18	17	15	24	11	85	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>	35	31	20	46	16	148	
	<i>O. (Onthophagus) taurus</i>		2	1	2		5	
	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>	2	4	6	5	3	20	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>	1	5	4	3	1	14	
	<i>O. (Palaeonthophagus) nebulosus</i>	1					1	
	<i>Caccobius schreberi</i>	4	10	4	9	2	29	
	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	65	28	51	36	12	192	
	<i>A. (Biralus) satellitius</i>		1				1	
Aphodiidae	<i>A. (Colobopterus) erraticus</i>	1			2		3	
	<i>A. (Eupleurus) subterraneus</i>		2	1	1	1	5	202
	<i>A. (Labarrus) lividus</i>			1			1	
	Totales	258	302	247	316	141	1.264	1.264

Mischliffen (pastizal a 1.926 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	4	8	15	3	2	3	17	30	4	31	117	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>										2	2	
	<i>G. sturmi</i>								2		1	3	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>		1					3	1			5	
	<i>Onitis alexis</i>	1	10	6	6	1		11	9	1	6	51	
	<i>O. belial</i>						1				1	2	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>	3	4	1	5	4				5		22	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	20	11	15	12	12	7	13	20	14	12	136	1.187
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis ssp. andalusicus</i>	34	49	35	24	46	19	23	38	39	48	355	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>	24	14	23	16	32	14	2	18	23	35	201	
	<i>O. (Trichonthopagus) hirtus</i>	17	25	22	24	33	9	2	19	23	47	221	
	<i>O. (Palaeonthopagus) vacca</i>	3	7	8	6	5	7	5	10	5	12	68	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>					1			1		2	4	
	<i>Aphodius (Anomias) castaneus</i>		1									1	
	<i>A. (Aphodius) fimetarius</i>	4	2	4	2	14	6	2	19	3	4	60	
Aphodiidae	<i>A. (Biralus) satellitius</i>					1						1	65
	<i>A. (Calamosternus) granarius</i>	1										1	
	<i>A. (Eupleurus) subterraneus</i>		1					1				2	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>							1				1	1
	Totales	111	133	129	98	151	66	80	167	117	201	1.253	1.253

Jbel Hebri (pastizal a 1.930 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	31	29	50	74	21	13	218	
	<i>S. (Scarabaeus) sacer</i>		2					2	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	2		5	2	1	1	11	
	<i>G. sturmi</i>			1				1	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	1						1	
	<i>Onitis Alexis</i>	1	5	2	1	2	3	14	
	<i>O. ion</i>	1	1		2	1		5	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>			2				2	
	<i>Euonthophagus crocatus</i>	25	16	33	24	15	13	126	
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>Andalusicus</i>	45	58	82	24	38	35	282	
Scarabeidae	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>	16	27	24	13	6	8	94	918
	<i>O. (Trichonthopagus) hirtus</i>	21	42	25	14	6	14	122	
	<i>O. (Palaeonthopagus) vacca</i>	8	3	6	5	4	3	29	
	<i>O. (Palaeonthopagus) opacicollis</i>					1		1	
	<i>O. (Palaeonthopagus) similis</i>		2	3				5	
	<i>Caccobius schreberi</i>	1	1	2		1		5	
Aphodiidae	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	4	3	5	1	2	1	16	16
Geotrupidae	<i>Thorectes armifrons</i>				1			1	1
	Totales	156	189	240	161	98	91	935	935

Ain-Kahla (bosque a 2.043 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	2	7	1	1		2	5	18	5	41	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>		2			1			8		11	
	<i>Gymnopleurus sturmi</i>								6		6	
	<i>Onitis alexis</i>	1	11	1		1	1	1	43	2	61	
	<i>O. belial</i>								2		2	
	<i>O. ion</i>								1		1	
	<i>Euoniticellus fulvus</i>		6		1	2	4	2	12	4	31	
Scarabaeidae	<i>Euonthophagus crocatus</i>	8	92	8	8	11	7	2	94	5	235	1.164
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	28	32	21	9	29	13	49	31	33	245	
	<i>O. (Trichonthopagus) maki</i>	11	30	14	5	15	7	10	50	18	160	
	<i>O. (Trichonthopagus) hirtus</i>	5	40	12	9	17	6	5	53	27	174	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>	12	49	5	3	11	7	11	45	8	151	
	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicollis</i>		3			2			1		6	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>		5	2	1				5		13	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>		1						1		2	
	<i>Caccobius schreberi</i>	7	5	1		3	1	1	5	2	25	
	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	7	33	7			1	4	19	7	78	
	<i>A. (Biralus) satellitius</i>								1		1	
	<i>A. (Colobopterus) erraticus</i>		1						1		2	
Aphodiidae	<i>A. (Eupleurus) subterraneus</i>	6				1			3		10	92
	<i>A. (Labarrus) lividus</i>			1							1	
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>					1					1	1
	Totales	87	317	73	37	94	49	90	399	111	1.257	1.257

Ain-Kahla 2 (pastizal a 2.050 metros). Muestreo correspondiente a mayo de 2005.

Familia	Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Totales	Tots./Fams.
	<i>Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis</i>	1									2	3	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>				1							1	
	<i>Euonthophagus crocatus</i>	2		1		8	1	3		7	11	33	81
	<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>									1		1	
	<i>O. (Trichonthophagus) maki</i>		1									1	
Scarabaeidae	<i>O. (Trichonthophagus) hirtus</i>	1								1		2	
	<i>O. (Palaeonthophagus) vacca</i>	4	1	1	4			5		6	8	29	
	<i>O. (Palaeonthophagus) opacicolis</i>					2						2	
	<i>O. (Palaeonthophagus) similis</i>	1		1		1	1	1		1		6	
	<i>O. (Parentius) atricapillus</i>					2						2	
	<i>Caccobius schreberi</i>					1						1	
	<i>Aphodius (Aphodius) fimetarius</i>	24	60	20	21	32	24	57	22	37	27	324	
Aphodiidae	<i>A. (Melinopterus) consputus</i>					2		1		2		5	329
Geotrupidae	<i>Sericotrupes niger</i>	1								2		3	3
	Totales	34	62	23	26	48	26	67	22	57	48	413	413

Totales efectivos registrados en el muestreo de mayo de 2005, según cotas altitudinales.														
Familia	Especie	1.560	1.680	1.777	1.780	1.805	1.895	1.926	1.930	2.043	2.050	Totales	Totales	Totales
		m.	m.	m.	m.	m.	m.	m.	m.	m.	m.	Exs./Sps.	Exs./Gén.	Exs./Fam.
	<i>Scarabaeus laticollis</i>	1	21	79	38	9	4	117	218	41	3	531		
	<i>S. sacer</i>	5							2			7	538	
	<i>Sisyphus schaefferi</i>	1	1	17	318	159	5	5	1	11	1	519	519	
	<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	1	9	17			1	2	11			41		
	<i>G. sturmi</i>	12		11			4	3	1	6		37	78	
	<i>Cheironitis furcifer</i>	1	1	3			2					7		
	<i>Ch. hungaricus</i> ssp. <i>Irroratus</i>											0	7	
	<i>Onitis alexis</i>	59	11	70			25	51	14	61		291		
	<i>O. belial</i>					1	1	2		2		6		
	<i>O. ion</i>	15							5	1		21		
	<i>O. numida</i>		1									1	319	
	<i>Bubas bison</i>					1						1	1	10.150
	<i>Euoniticellus fulvus</i>	14	2	57	1	1	38	22	2	31		168	168	
Scarabaei.	<i>Euonthophagus crocatus</i>	549	26	561	4	24	374	136	126	235	33	2.068	2.068	
	<i>Onthophagus taurus</i>			12	7	2	5					26		
	<i>O. latigena</i>			1								1		
	<i>O. marginalis</i> ssp. <i>andalusicus</i>	50	47	562	10	13	199	355	282	245	1	1.764		
	<i>O. nebulosus</i>	6					1					7	6.373	
	<i>O. opacicollis</i>	1		55	131	25	20		1	6	2	241		
	<i>O. similis</i>	7		8	208	42	14	4	5	13	6	307		
	<i>O. vacca</i>	172	7	138	12	27	148	68	29	151	29	781		
	<i>O. atricapillus</i>			6		1				2	2	11		
	<i>O. nigellus</i>	1										1		
	<i>O. punctatus</i> ssp. <i>hispanicus</i>	1	1									2		
	<i>O. hirtus</i>	17	37	780	47	114	85	221	122	174	2	1.599		
	<i>O. maki</i>	11	45	853	54	107	107	201	94	160	1	1.633		
	<i>Caccobius schreberi</i>	3	1	6	3	6	29		5	25	1	79	79	
	<i>Aphodius fimetarius</i>	121	8	9	68	140	192	60	16	78	324	1.016		
	<i>A. moraguesi</i>											0		
	<i>A. elevatus</i>					4						4		
	<i>A. castaneus</i>	2						1				3		
	<i>A. peyerimhoffi</i>											0	1.300	1.300
	<i>A. satellitius</i>						1	1		1		3		
	<i>A. granarius</i>	2						1				3		
	<i>A. erraticus</i>		1				3			2		6		
Aphodii.	<i>A. subterraneus</i>	5	9	26		2	5	2		10		59		
	<i>A. quadriguttatus</i>	4										4		
	<i>A. lividus</i>	1	8	4			1			1		15		
	<i>A. leucopterus</i>		8									8		
	<i>A. consputus</i>				63	45					5	113		
	<i>A. barbarus</i>		5									5		
	<i>A. ghardimaouensis</i>					</								

[illegible]

	<i>A. longispina</i>	50	10									60		
	<i>A. lugens</i>		1									1		
	<i>A. affinis</i> ssp. <i>dorbingnyi</i>											0		
	<i>A.</i> <i>haemorrhoidalis</i>											0		
	<i>A. melanostictus</i>											0		
	<i>Sericotrupes niger</i>			1	5		3	1		1		11	11	
<i>Geotrupi.</i>	<i>Stereopyge douei</i>		1	1								2	2	14
	<i>Thorectes</i> <i>armifrons</i>								1			1	1	
<i>Trogi.</i>	<i>Trox fabricii</i>											0	0	0
	Totales Exs./zona	1.112	261	3.277	969	723	1.267	1.253	935	1.257	410	11.464		
	Totales Sps./zona	27	23	23	15	19	24	19	18	22	13			

ANEXO III

**COMPARATIVA DE RIQUEZAS GENÉRICAS Y ESPECÍFICAS
SEGÚN EL PERÍODO DE COLECTA.**

FAMILIA	GÉNEROS	OTOÑO Tots. Sps.	PRIMAVERA Tots. Sps.	OTOÑO Tots. Exs.	PRIMAVERA Tots. Exs.	OTOÑO Tots.Exs./Fam.	PRIMAVERA Tots.Exs./Fam.
<i>Scarabaeidae</i>	<i>Scarabaeus</i>	2	2	5.790	538		
	<i>Sisyphus</i>	1	1	878	519		
	<i>Gymnopleurus</i>	1	2	1	78		
	<i>Cheironitis</i>	1	1	1	7		
	<i>Onitis</i>		4		319		
	<i>Bubas</i>	1	1	5	1	7.972	10.150
	<i>Euoniticellus</i>	1	1	3	168		
	<i>Euonthophagus</i>	1	1	2	2.068		
	<i>Onthophagus</i>	9	12	1.291	6.373		
	<i>Caccobius</i>	1	1	1	79		
<i>Aphodiidae</i>	<i>Aphodius</i>	10	14	104.530	1.300	104.530	1.300
<i>Geotrupidae</i>	<i>Sericotrupes</i>	1	1	88	11		
	<i>Stereopyge</i>	1	1	46	2	294	14
	<i>Thorectes</i>	1	1	160	1		
<i>Trogidae</i>	<i>Trox</i>	1		8		8	
	Totales	32	43	112.806	11.464	112.806	11.464

ANEXO IV

COMPARATIVA DE RIQUEZA ESPECÍFICA Y ABUNDANCIA ENTRE LOS CUATRO GRUPOS DE ESCARABEIDOS SEGÚN EL PERÍODO DE COLECTA.

**Las riquezas se evalúan sobre el total de especies
(n = 32 en otoño; n = 50 en primavera) y de
ejemplares (n = 112.806 en otoño; n = 11.464 en primavera).**

Las medias se refieren a otoño y primavera.

		Otoño (octubre 2003)	Primavera (mayo 2005)	Medias
		32 especies 112.806 ejemplares	50 especies 11.464 ejemplares	41 especies 62.135 ejemplares
Telecópidos	Nº de especies	4	5	4,5
	Riqueza específica	12,50%	10,00%	10,98%
	Nº de ejemplares	6.669	1.135	3.902
	Riqueza ejemplares	5,91%	9,90%	6,28%
Paracópidos	Nº de especies	17	25	21
	Riqueza específica	53,13%	50,00%	51,22%
	Nº de ejemplares	1.597	9.029	5.313
	Riqueza ejemplares	1,42%	78,76%	8,55%
Endocópidos	Nº de especies	10	20	15
	Riqueza específica	31,25%	40,00%	36,59%
	Nº de ejemplares	104.532	1.300	52.916
	Riqueza ejemplares	92,67%	11,34%	85,16%
Trógidos	Nº de especies	1		0,5
	Riqueza específica	3,13%		1,22%
	Nº de ejemplares	8		4
	Riqueza ejemplares	0,007%		0,006 %

ANEXO V

**COMPARATIVA DE RIQUEZA ESPECÍFICA Y ABUNDANCIA
ENTRE LOS CUATRO GRUPOS DE ESCARABEIDOS,
SEGÚN ESTACIONALIDAD Y HÁBITAT.**

		Otoño	Primavera	Pastizal	Bosque
Telecópridos	Nº especies	4	5	5	3
	Nº ejemplares	6.669	1.135	6.312	1.492
Paracópridos	Nº especies	17	24	25	17
	Nº ejemplares	1.597	9.029	8.489	2.137
Endocópridos	Nº especies	10	14	20	10
	Nº ejemplares	104.532	1.300	9.996	95.836
Trógidos	Nº especies	1	0	1	1
	Nº ejemplares	8	0	7	1
	Nº especies	32	43	51	31
Totales	Nº ejemplares	112.806	11.464	24.804	99.466

ANEXO VI

**COMPARATIVA DE RIQUEZA ESPECÍFICA Y ABUNDANCIA
ENTRE LOS CUATRO GRUPOS DE ESCARABEIDOS,
SEGÚN LOCALIDADES DE MUESTREO.**

		Aguelmane- Azigza (P) 1560 (18)	Tizi-n- tretien (P) 1680 (18)	Ain-Leuh (P) 1777 (20)	Tagounit (B) 1780 (18)	Tizi-n- tretien (B) 1805 (20)	Ain-Kahla 1 (P) 1895 (14)	Mischliffen (P) 1926 (19)	Jbel Hebri (P) 1930 (16)	Ain-Kahla (B) 2043 (19)	Ain-Kahla 2 (P) 2050 (20)
Telecópidos	Nº especies	5	3	5	2	2	4	4	5	3	2
	Nº ejemplares	51	338	2.182	928	505	712	875	2.049	59	105
Paracópidos	Nº especies	19	15	18	12	15	19	14	15	15	11
	Nº ejemplares	1.249	229	3.397	609	400	1.459	1.220	805	1.128	127
Endocópidos	Nº especies	11	12	10	4	7	10	7	4	7	8
	Nº ejemplares	3.043	302	441	84.461	325	4.323	613	695	11.050	568
Trógidos	Nº especies	1		1		1		1			1
	Nº ejemplares	2		1		1		1			3
	Nº especies	36	30	34	18	25	33	26	24	25	22
Totales	Nº ejemplares	4.345	869	6.021	85.998	1.231	6.494	2.709	3.549	12.237	803

ANEXO VII

**COMPARATIVA DE LA RIQUEZA ESPECÍFICA
ENTRE LAS TRES PRINCIPALES FAMILIAS DE ESCARABEIDOS
COPRÓFAGOS: SISTEMA CENTRAL IBÉRICO, MONTES RHODOPES
(BULGARIA) Y MEDIO ATLAS.**

Sistema Central Ibérico	Nº sps.	%
Nº total de especies	121	
<i>Scarabaeidae</i>	42	35
<i>Aphodiinae</i>	66	54
<i>Geotrupinae</i>	13	11
Rhodopes Occidentales		
Nº total de especies	80	
<i>Scarabaeidae</i>	27	34
<i>Aphodiinae</i>	46	57
<i>Geotrupinae</i>	7	9
Medio Atlas		
Nº total de especies	50	
<i>Scarabaeidae</i>	27	54
<i>Aphodiinae</i>	20	40
<i>Geotrupinae</i>	3	6